

THIS BOOK WAS PRESENTED

TO

UNIVERSITY COLLEGE, LONDON,

IN 1942,

BY TWO OLD STUDENTS

TO COMMEMORATE THEIR ASSOCIATION

WITH THE COLLEGE.

LA PARTHÉNOGÉNÈSE

NATURELLE ET EXPÉRIMENTALE

OUVRAGES DE M. YVES DELAGE

Évolution de la Sacculine, crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides (1884).

Études expérimentales sur les illusions statiques et dynamiques de direction pour servir à déterminer les fonctions des canaux demi-circulaires de l'oreille interne. (*Arch. de zool. expérim.*, 1886.)

Embryogénie des Éponges. (*Arch. de zool. expérim.*, 1892.)

La conception polizoïque des êtres. (*Revue scientifique.* 1896.)

Études sur la mérogonie et Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation. (*Arch. de zool. expérim.*, 1899.)

Les idées nouvelles sur la parthénogénèse expérimentale. (*Revue des Idées*, 15 février 1908.)

Essais sur la théorie du rêve. (*Revue scientifique*, 1891.)

L'Hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. (Éd. Schleicher, 1re éd. 1895, 2e éd. 1903.)

L'Année Biologique, comptes rendus annuels des travaux de biologie générale, publiés avec la collaboration d'un comité de rédacteurs.

Traité de Zoologie concrète, publié en collaboration avec E. Hérouard, maître de conférences à la Sorbonne.

En collaboration avec Marie Goldsmith : **Les Théories de l'Évolution.** 1 vol. in-18 jésus (6e mille). Prix. . **3 fr. 50**

Etc., etc.

Bibliothèque de Philosophie scientifique.

YVES DELAGE ET **MARIE GOLDSMITH**

DE L'INSTITUT. SECRÉTAIRE DE L'*Année Biologique.*

LA Parthénogénèse naturelle et expérimentale



PARIS

ERNEST FLAMMARION, ÉDITEUR

26, RUE RACINE, 26

1913

AVANT-PROPOS

Le lecteur qui, d'un doigt distrait, feuillette les récentes publications biologiques, en quête d'un aliment pour sa curiosité lassée, ne sera guère tenté par le titre de ce volume.

La Parthénogénèse expérimentale ! Qu'est-ce que cela ? Quelque vague problème caché dans les bas-fonds de la biologie où d'obscurs mineurs attaquent à coups de pioche quelques maigres filons, tandis que là-haut, en plein ciel, se dressent, cimes majestueuses et inaccessibles, l'Hérédité, la Variation, l'Origine des espèces, l'Évolution, l'Adaptation, laissant voir sur leurs premières pentes quelques sentiers hardis et périlleux, Lamarckisme, Darwinisme, théories de Weismann, de Hugo de Vries et d'autres moins célèbres, ignorés des touristes et connus des guides seuls.

En dépit de cette impression première, ami lecteur, la Parthénogénèse expérimentale est un pro-

blème non moins fascinant que ceux dont les noms viennent d'être évoqués, et si son programme est moins vaste, si ses visées sont moins hautes, il ne le cède à aucun par la hardiesse de la conception et l'emporte sur presque tous par l'imprévu des résultats.

Qu'est-ce donc que cette Parthénogénèse expérimentale inconnue hier et qu'on vous annonce aujourd'hui avec de pareils sons de trompette?

Pour l'intellectuel nourri surtout de littérature, la Parthénogénèse expérimentale suscite par son origine étymologique (Parthénos, vierge. Génésis, génération) l'idée d'enfantement par une vierge et évoque le souvenir biblique de la Vierge Marie donnant le jour à l'Enfant Jésus sans avoir connu l'homme.

Dans l'espèce humaine, la Parthénogénèse n'a été vue que par les yeux de la foi ; il n'en est pas ainsi dans les rangs inférieurs de l'animalité, et même à ce degré, la chose est si extraordinaire qu'elle a dû, au début, être accueillie par les esprits prudents avec certaines réserves, sinon même avec incrédulité, en dépit des observations les mieux établies et des expériences les plus probantes. N'est-ce pas en effet une chose bien singulière que, puisqu'il existe des sexes dont la coopération pour la continuation de l'espèce semble une nécessité inéluctable, on trouve de-ci de-là, dans la nature, quelques cas où des femelles vierges pondent des œufs qui se développent sans le concours des mâles, tandis que ces mâles sont là, présents et

inutiles, tout à côté ou à peu de distance dans le cycle évolutif?

On sait quelque chose des conditions dans lesquelles se produit cette Parthénogénèse naturelle: l'œuf, avant d'être tout à fait mûr pour la fécondation, se présente avec les caractères d'une cellule complète à laquelle il ne manque rien de ce qui est nécessaire à toute cellule pour se diviser et donner sa lignée de cellules-filles. Or, cette lignée, pour l'œuf, c'est l'embryon. Il est donc un stade dans la vie de l'œuf où celui-ci est complet et serait en état de fournir sa descendance sans intervention étrangère, c'est-à-dire sans fécondation, s'il n'était à ce moment pas encore tout à fait mûr. Or, la période où il mûrit s'accompagne de curieux phénomènes par lesquels il se dépouille d'une partie de ses éléments constitutifs les plus indispensables (la moitié de sa chromatine nucléaire et la totalité de son centre énergétique, le centrosome) et se met par là, si j'osais ainsi dire, *de propos délibéré*, dans l'impossibilité de continuer à se développer seul et dans la nécessité d'avoir recours à la fécondation pour récupérer, par l'apport de l'élément mâle, ces parties indispensables qu'il avait rejetées. Dans la Parthénogénèse naturelle, les phénomènes si spéciaux accompagnant la maturation ne s'accomplissent pas, du moins dans leur intégralité, et l'œuf mûr reste pourvu, ainsi qu'on le verra plus en détail dans le chapitre consacré à cette question, des substances et organes nécessaires à son évolution ultérieure.

Si la Parthénogénèse expérimentale consistait à obliger l'œuf à se conformer à ce second mode de maturation, c'est-à-dire à mûrir sans se priver des parties nécessaires à son évolution ultérieure spontanée, ce serait déjà une chose bien extraordinaire qu'on ait pu l'y contraindre. Mais il n'en est pas ainsi : dans la Parthénogénèse expérimentale, l'œuf parcourt librement toutes les phases de la maturation naturelle et se met dans cette condition où il ne saurait plus se développer seul sans le secours de l'élément fécondateur. Eh bien, c'est là qu'on le prend et qu'on le force à se développer seul sans fécondation, en remplaçant l'intervention de l'élément mâle par celle de simples ingrédients chimiques et même des plus simples, mais appliqués, il est vrai, et dosés avec une précision rigoureuse, condition indispensable de la réussite des expériences.

Les œufs des diverses espèces animales ne se prêtent pas tous à cette évolution artificielle, mais fort grand est le nombre de ceux que l'on a pu y contraindre ; et si la plupart jusqu'ici n'ont pu dans ces conditions fournir que des larves ou même des débuts plus ou moins avancés de segmentation, il est un cas au moins, celui de l'oursin vulgaire, où l'un des auteurs de cet ouvrage a pu conduire cette évolution jusqu'à la forme adulte pourvue de produits sexuels et fermer ainsi le cycle évolutif de la Parthénogénèse expérimentale.

Était-il donc exagéré de dire que cette question de la Parthénogénèse expérimentale n'a pas de

rivale dans la Biologie par la hardiesse presque invraisemblable de ses ambitions et par l'étrangeté stupéfiante de ses résultats. Et cela d'autant plus que toute son évolution s'est faite dans le cours de quelques années : il n'y a pas vingt ans que la chose et le nom étaient lettre morte dans le vocabulaire de la Biologie Générale.

Après ces généralités sur la parthénogénèse expérimentale, donnons quelques explications sommaires sur le plan suivi dans cet ouvrage. Notre but a été moins de faire un exposé chronologique complet, moins de rendre à chacun ce qui lui est dû, en distinguant avec soin sa part dans le résultat final, que de montrer d'un point de vue élevé l'évolution graduelle des idées des biologistes dans la question de la Parthénogénèse expérimentale, les phases par lesquelles elle a passé, le terme atteint. Et si nous avons fait ainsi, c'est parce que cela nous a paru plus intéressant pour le lecteur que de savoir d'une façon particulièrement précise quelle part revient à chaque auteur.

Une de nos préoccupations principales a été de ne rien laisser d'obscur dans l'esprit du lecteur et pour cela, au lieu de supposer connues nombre de notions très spéciales nécessaires à la parfaite compréhension des théories, nous avons consacré quelques chapitres à un exposé aussi clair que possible de ces différentes notions. C'est ainsi que l'on trouvera tout au début un chapitre relatif aux phénomènes cytologiques de la maturation de l'œuf et

des particularités qu'ils présentent dans la Parthénogénèse naturelle. Nous nous sommes documentés à ce sujet auprès d'un homme particulièrement compétent en ces matières, M. le Professeur Henneguy, du Collège de France, qui a bien voulu nous fournir nombre d'indications très précieuses. Nous lui en exprimons ici toute notre reconnaissance.

On y trouvera aussi un chapitre sur le développement de l'œuf et des formes larvaires des animaux dont il est le plus souvent question dans ce livre. Comment comprendre en effet les passages où il est parlé à chaque instant de blastules, de Pluteus, de Brachiolaria et de leurs métamorphoses si l'on ne sait rien de l'embryogénie de ces êtres ? Nous avons emprunté la plus grande partie de ces données, avec les figures correspondantes, au *Traité de Zoologie Concrète*, de Delage et Hérouard.

Enfin, nous avons cru tout à fait nécessaire, et c'est là à notre avis un des traits les plus originaux et les plus utiles de ce livre, d'entremêler l'exposé biologique de petits chapitres de physico-chimie où se trouvent expliquées, au fur et à mesure que le besoin s'en fait sentir, de façon aussi claire que possible et aussi complète qu'il est nécessaire, les données physico-chimiques sans lesquelles il est impossible d'avoir une idée nette de la façon dont les facteurs invoqués exercent leur action. Pour cette partie de l'ouvrage, nous avons fait de larges emprunts à un travail publié par l'un

de nous, il y a quelques années, dans la *Rivista di Scienza* et spécialement consacré à cet ordre de questions.

Tel est notre programme. Nous le croyons sincèrement bien compris. Au lecteur de dire si nous avons été aussi heureux dans la façon dont nous l'avons rempli.

LA PARTHÉNOGÉNÈSE

NATURELLE ET EXPÉRIMENTALE

PREMIÈRE PARTIE

PRÉLIMINAIRES

CHAPITRE I

LA PARTHÉNOGÉNÈSE NATURELLE

La notion de parthénogénèse. — 1. La parthénogénèse chez les Abeilles. Observations et théories. — 2. La parthénogénèse chez les Pucerons, les Phylloxeras et les Chermes. Les différents cycles de reproduction. — 3. La parthénogénèse chez d'autres Insectes. — 4. La parthénogénèse chez les Crustacés. Influence du milieu. — Les Arachnides et les Myriapodes. — 5. La parthénogénèse chez les Rotifères. — Les autres groupes. — 6. La parthénogénèse chez les Vertébrés. — Classification des faits de parthénogénèse : parthénogénèse occasionnelle, facultative, saisonnière, exclusive. — La pædogénèse.

La fécondation, union des deux sexes pour former un être nouveau, est la règle générale dans le règne animal, et l'immense majorité des êtres ne se reproduisent pas autrement que grâce à elle. Il en existe cependant un certain nombre, chez lesquels la femelle peut donner une nouvelle génération sans le concours du mâle, d'où le nom de

Parthénogénèse (reproduction par les vierges) donné à ce mode de propagation de l'espèce. C'est parmi les animaux d'organisation inférieure, les Invertébrés, que nous trouvons ces exemples. Certains, comme ceux des Abeilles et des Fourmis, sont bien connus.

1. Que les Abeilles soient capables de se reproduire sans fécondation, ce fait fut déjà remarqué par Aristote qui parle des « reines produisant des bourdons sans copulation ». Plus tard, au cours du XVIIIe et au commencement du XIXe siècle, parurent d'assez nombreux travaux sur les Abeilles[1]; ils traitaient incidemment de la reproduction parthénogénétique, mais s'intéressaient surtout à la détermination du sexe chez ces insectes, à l'origine des faux bourdons et des ouvrières. Le premier grand travail qui donna une vue d'ensemble sur la question qui nous intéresse et proposa une théorie qui est jusqu'à présent à la base de nos conceptions, fut celui de Dzierzon, publié en 1845. Dzierzon était un prêtre allemand, apiculteur très expérimenté ; son travail fut publié d'abord dans un journal spécial d'apiculture, avant de paraître en volume et d'attirer l'attention du monde scientifique. Voici comment Dzierzon représentait les choses, et voici comment, à peu de détails près, elles nous apparaissent encore.

Quelques jours après sa naissance, la reine quitte la ruche et s'envole avec les mâles, appelés les faux bourdons; la copulation a lieu pendant

le vol auquel on donne le nom de « vol nuptial ». Lorsqu'elle revient, une demi-heure après environ, à la ruche, elle porte ordinairement, encore appendus à son corps, les organes du mâle qui, lui, est tué après la copulation. La reine est maintenant fécondée pour toute sa vie : elle possède une poche, un spermathèque, qui est rempli de sperme, dans lequel on évalue à plusieurs millions le nombre des spermatozoïdes; ces spermatozoïdes sont conservés là pendant toute la durée de son existence, c'est-à-dire trois ou quatre ans, nourris peut-être par les produits des glandes qui entourent le canal par lequel le spermathèque s'ouvre dans l'oviducte. Ce canal possède, de plus, des éléments musculaires dans son revêtement interne; lorsque ces muscles se contractent, le canal se ferme et aucun spermatozoïde ne peut sortir de la poche. L'abeille peut ainsi féconder ou non les œufs qu'elle pond, suivant que l'ouverture du canal est ouverte ou fermée.

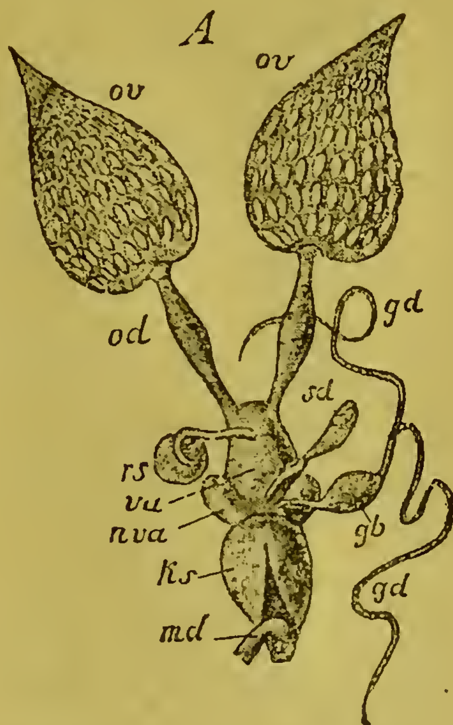


Fig. 1.— *Organes génitaux de l'Abeille* (d'après Leuckart, emprunté à F. Henneguy).
Ov, ovaires; *od*, oviductes; *rs*, réceptacle séminal; *va*, vagin; *nva*, poches, annexes; *ks*, réceptacle de l'aiguillon; *md*, intestin postérieur sectionné; *gb*, réservoir à venin.

Le nombre d'œufs qu'une reine est capable de pondre est très considérable; il peut être jusqu'à 4.000 en vingt-quatre heures et est, en moyenne, de 500.000 pour toute la durée de sa vie. Ces œufs sont tous les mêmes à l'origine, mais les uns sont fécondés par les spermatozoïdes sortant de la poche, les autres sont destinés à se développer parthénogénétiquement; au moment du passage de ces derniers dans l'oviducte, le canal du spermathèque se ferme et aucun spermatozoïde ne peut pénétrer jusqu'à eux. Les œufs fécondés donnent des ouvrières, les œufs vierges des mâles, des faux bourdons.

On sait que la reine pond ses œufs au fond des alvéoles, passant rapidement d'un alvéole à l'autre. Ces alvéoles sont de plusieurs sortes : ceux destinés à l'élevage des ouvrières un peu plus petits que ceux où devront naître des faux bourdons; lorsque les abeilles veulent élever une nouvelle reine (soit que l'ancienne soit devenue trop âgée, soit que la ruche doive se dédoubler pour l'essaimage), elles construisent un alvéole plus grand, occupant à peu près l'espace de trois alvéoles ordinaires. Les œufs donneront telle ou telle forme (ouvrière, faux bourdon ou reine) suivant qu'ils seront déposés dans tel ou tel alvéole, et ces différences vont toujours de pair avec la pénétration ou la non-pénétration du sperme dans l'oviducte. Lorsque la reine arrive à un alvéole destiné à l'élevage d'un faux bourdon, le conduit de son spermathèque se ferme et l'œuf pondu ne peut

alors se développer que parthénogénétiquement; s'il s'agit d'un alvéole destiné à une ouvrière, l'œuf est fécondé. A quoi tient ce lien entre la forme de l'alvéole et le fait de la fécondation ou la non-fécondation de l'œuf?

Dzierzon croyait à la volonté de la reine intervenant dans la ponte de tel ou tel œuf, à un contrôle *conscient* de sa part; nous ne pouvons plus, à notre époque, admettre cette explication. On a émis aussi l'idée (théorie de Kückenmeister) que les alvéoles exercent sur l'abdomen de la reine une pression qui varie avec les dimensions des alvéoles et que cette pression, par une action réflexe dont le mécanisme nous est inconnu, influence la contraction des muscles fermant le canal du spermathèque. Mais on a objecté à cette idée (Cook, 1881) qu'il arrive de voir une reine pondre dans des alvéoles dont les parois ne sont pas encore complètement formées et où il ne peut, par conséquent, être question d'une pression sur l'abdomen. De même on a vu (Phillips) une reine pondre un œuf vierge, destiné à donner un faux bourdon, dans un grand alvéole à reine, à parois en partie formées. La question, en définitive, reste donc ouverte. Plateau attribue une grande importance, au point de vue de la détermination du sexe, aux conditions extérieures. D'après lui, une grande abondance de fleurs à miel et une nombreuse population d'ouvrières dans une ruche contribuent à augmenter le nombre des mâles.

Dans certaines conditions, lorsque la ruche a

perdu sa reine, il arrive que des ouvrières se mettent à pondre ; leurs œufs restent vierges, car on n'a jamais vu de copulation entre faux bourdons et ouvrières, et donnent un nombre indéfini de générations parthénogénétiques de faux bourdons. Cela se voit surtout chez les races d'Asie Orientale.

La théorie de Dzierzon reçut une confirmation des expériences d'hybridation faites par lui entre les races d'abeilles allemande et italienne : les faux bourdons étaient toujours et uniquement de la race de la mère. Dans les années qui suivirent, cette théorie fut beaucoup discutée. Elle fut d'abord confirmée par Siebold (1856). Plus tard, certains auteurs, tels que Ulivi (1874-1882) nièrent d'une façon absolue l'existence même de la parthénogénèse chez l'Abeille, affirmant que tous les œufs sans exception sont fécondés. D'autres formulèrent des objections partielles et instituèrent des expériences qui souvent aboutirent à des résultats contradictoires et donnèrent naissance à des théories nouvelles. Perez, en 1878, croisa une reine de race italienne avec un faux bourdon de race française ; sur 300 mâles issus de cette reine qui, s'ils eussent été parthénogénétiques, auraient dû ressembler tous à la reine, il trouva 151 italiens purs, 83 français purs et 66 offrant un mélange de caractères italiens et français. Il en conclut que les faux bourdons étaient issus d'œufs fécondés. Ses expériences cependant reçurent d'autres interprétations qui les rendaient conciliables avec la théorie de Dzierzon :

on allégua le caractère hybride possible de la reine elle-même, la production des faux bourdons par des ouvrières fertiles, l'atavisme, l'erreur dans la détermination des caractères spécifiques, etc.

Plus récemment, une théorie tout à fait différente fut émise par Dickel (1898). Cette théorie est, à la vérité, bien compliquée et se base sur des hypothèses mal démontrées. Dickel constata, d'une part, contrairement à Dzierzon, que les faux bourdons des ruches hybrides pouvaient avoir des caractères de la race ayant fourni les mâles ; il vit, d'autre part, que, placées dans des conditions spéciales, la reine et les ouvrières (lorsque ces dernières sont fécondes) peuvent pondre des œufs vierges, qui donneront des faux bourdons, dans des alvéoles qui, normalement, doivent loger les œufs fécondés dont proviennent les ouvrières. (Il est assez naturel, d'ailleurs, que les abeilles pondent dans les alvéoles qu'elles ont à leur disposition). Berlepsch (1853-54) avait déjà réussi une expérience analogue en enlevant la reine d'une ruche : les œufs vierges transportés dans les alvéoles à ouvrières continuaient, malgré cela, à donner des mâles. Voici maintenant la théorie proposée par Dickel. Il existerait deux espèces de faux bourdons : ceux qui proviennent des œufs vierges de la reine, ou, exceptionnellement, des ouvrières fécondes (Dickel leur donne le nom de « faux mâles ») et ceux qui naissent des œufs fécondés et qui sont les vrais faux bourdons, les typiques. Les œufs fécondés donneraient, de plus,

des ouvrières, le sexe des jeunes dépendant des alvéoles. C'est là la partie la plus hypothétique de la théorie de Dickel : lorsque les ouvrières construisent les alvéoles, dit-il, la cire qu'elles pétrissent dans leur bouche est pénétrée par une sécrétion de leurs glandes salivaires; or, cette sécrétion est de deux sortes : l'une donne le produit nécessaire pour la construction d'un alvéole à bourdon, l'autre pour celle d'un alvéole à ouvrière; ces produits pénètrent ensuite dans le chorion de l'œuf et le déterminent dans tel ou tel sens. Dickel nie absolument la possibilité pour la reine d'empêcher la pénétration des spermatozoïdes dans son oviducte; tous les œufs pondus après la copulation seraient donc fécondés; ils ne pourraient cependant pas évoluer sans l'intervention des ouvrières, car un œuf qui vient d'être pondu n'aurait pas de sexe : avant la fécondation il ne contenait que les éléments du sexe mâle (c'est pour cela que l'œuf vierge ne fournit que des « faux mâles »), le spermatozoïde lui a apporté ceux du sexe femelle et les deux tendances se trouveraient contre-balancées. Ce qui le prouverait, d'après Dickel, c'est que, si l'on soustrait les œufs à l'action des ouvrières, ils n'évoluent pas.

Cette théorie, assez arbitrairement construite et dépourvue de preuves suffisantes, trouva bien quelques partisans au début, mais leur nombre diminua bientôt. Au contraire, le nombre de faits cités en faveur de la théorie de Dzierzon ne fait qu'augmenter, et on peut dire que tous les travaux récents

(Weismann, Petrunkewitsch, Paulke, Castle) tendent à la confirmer.

Une parthénogénèse analogue à celle des Abeilles se rencontre chez les Fourmis et les Guêpes, et là aussi les conditions qui déterminent un œuf comme parthénogénétique ou fécondable sont mal connues et encore discutées.

2. D'autres familles d'insectes, appartenant à l'ordre des Hémiptères : Aphidiens ou Pucerons, Phylloxériens et Chermes, nous offrent également un exemple bien connu de parthénogénèse. Ici, elle dépend nettement des conditions d'existence et du mode de nutrition. On sait que ces insectes vivent en parasites sur des plantes, se nourrissent de leurs sucs et émigrent le plus souvent d'une plante à l'autre, généralement d'une espèce différente, au printemps, pour revenir en automne à leur ancien hôte. Ces migrations saisonnières se rattachent probablement aux modifications que subit à ces moments la circulation de la sève des plantes nourricières; souvent la migration a lieu non pas entre deux plantes différentes, mais entre les racines et la tige d'une même plante.

Lorsqu'on examine ces insectes au printemps ou en été, on est frappé de l'absence totale des mâles : les femelles aptères seules produisent, sans être fécondées, les nombreuses générations qui se succèdent pendant la belle saison, toutes composées uniquement de femelles. Ces femelles parthénogénétiques sont en même temps vivipares;

elles donnent une dizaine de générations. En automne, il apparaît des femelles différentes, qui constituent la génération *sexupare*, destinée à donner des mâles et des femelles ovipares, ailés, qui émigrent sur une autre plante. Cette génération n'est plus capable de parthénogénèse : les œufs, pondus par les femelles et fécondés, passent l'hiver et éclosent au printemps. Les insectes qui en sortent sont des femelles aptères, capables de se reproduire parthénogénétiquement et portant le nom de *mères-fondatrices*. Le cycle recommence alors. Il peut être résumé ainsi : nombreuses générations *parthénogénétiques* ne donnant que des femelles; une génération de femelles *sexupares;* une génération de mâles et de femelles ovipares; œufs *fécondés* hibernant; une génération de *mères-fondatrices* naissant au printemps, souche des générations parthénogénétiques de l'été.

Ce cycle, d'ailleurs, n'est qu'un schéma très approximatif, le mode d'alternance des différentes générations, leur nombre, la forme extérieure des femelles (ailées ou aptères), le mode de migration, etc. étant infiniment variable chez les différents genres et suivant les conditions ambiantes. Quelques exemples le montreront.

Chez le g. *Pemphigus* (un Aphidien), qui vit sur les feuilles de l'orme, il y a deux générations parthénogénétiques : la première sans ailes, la deuxième ailée; cette dernière émigre au commencement de l'été sur les racines de diverses plantes herbacées et là donne une nouvelle génération de

femelles, ailées, qui hiberne, retourne au printemps sur la plante originelle et produit une génération d'individus sans ailes, mâles et femelles, lesquels s'accouplent et fournissent les œufs fécondés dont sort la première génération capable de se reproduire parthénogénétiquement.

Chez le *Phylloxera* du chêne, les œufs fécondés sont déposés dans les bourgeons du *Quercus coccifera*, où ils passent l'hiver. Au printemps, il en sort des femelles aptères qui se fixent à la face inférieure des jeunes feuilles et donnent naissance, parthénogénétiquement, à une série de générations de femelles, vivipares et aptères comme la première. Vers la fin de l'été, une dernière génération, qui subit dans son évolution une mue de plus, donne des insectes d'une forme bien différente : des femelles également, mais ailées. Il arrive quelquefois que vers l'automne, lorsque les femelles ailées deviennent rares, les aptères pondent, elles aussi, des œufs de deux sortes, donnant les uns des mâles, les autres des femelles qui se développent sur place. Les ailées, elles, émigrent sur une autre espèce de Chêne (*Q. pedunculata* ou *Q. pubescens*) et là plusieurs générations sont produites de la même façon, jusqu'à une dernière qui revient sur le *Q. coccifera* et fournit là une génération de femelles et de mâles. Les œufs, fécondés, de cette génération passent l'hiver, et au printemps le cycle recommence. C'est le cas qui se rapproche le plus du cas typique que nous avons décrit, avec un cycle reproducteur d'une année.

Il en est de même du Phylloxéra le plus connu, celui de la vigne (*Ph. vastatrix*); il a le même cycle reproducteur, avec quelques modifications cependant. Les femelles parthénogénétiques que l'on trouve au printemps habitent les racines de la vigne et là produisent un nombre variable de générations parthénogénétiques. En été, à partir du mois de juillet, il apparaît des femelles ailées, dérivant de larves qui subissent deux mues de plus que celles des générations précédentes. Ces femelles sortent de terre et vont pondre leurs œufs, parthénogénétiques également, sous les feuilles de la vigne. Ces œufs sont beaucoup moins nombreux que ceux des générations aptères; chez ces dernières, d'ailleurs, le nombre des œufs diminue graduellement depuis le printemps; l'activité reproductive semble s'épuiser.

Les œufs pondus par les femelles ailées qui se réunissent en essaims et disséminent l'espèce sont de deux sortes: les gros donnent naissance à des femelles, les petits à des mâles (comme chez le *Ph. quercus*). Les insectes qui en sortent sont, les mâles comme les femelles, aptères, munis d'un système digestif rudimentaire et, en général, très dégradés. Les femelles pondent chacune un seul œuf fécondé; avant de pondre, elles descendent des feuilles sur les parties ligneuses de la plante et meurent peu de temps après avoir pondu. Les œufs hibernent là sous l'écorce; au printemps, il en sort des mères-fondatrices qui descendent sur les racines et là produisent la série des générations parthénogénétiques.

Par contre, les différentes espèces de Chermes, famille voisine des Phylloxéras et vivant sur des Conifères, s'éloignent beaucoup du type général par la complication des cycles de leur reproduction. Ainsi, chez le *Chermes abietis* qui produit la galle des Pins, l'œuf fécondé donne en automne une génération de femelles aptères qui hibernent à la base des bourgeons *d'Abies balsamica* et produisent parthénogénétiquement au printemps des femelles ailées qui émigrent sur le Mélèze. Là naît une nouvelle génération sans ailes, qui hiberne sous l'écorce de ces derniers arbres et donne naissance, au printemps suivant, à des femelles ailées qui retournent sur l'*Abies* et fournissent enfin des mâles et des femelles sans ailes, dont l'accouplement donne les œufs fécondés par lesquels commence le cycle et qui n'apparaissent que dans une génération, parmi toutes les générations parthénogénétiques. Le cycle complet dure ainsi deux ans.

Certaines espèces de Chermes ont une tendance à devenir exclusivement parthénogénétiques. Le *Ch. abietis* que nous avons choisi pour exemple est de ce nombre : ce qui le montre, c'est le fait que les individus femelles ailés, émigrés sur le Mélèze et y hibernant donnent, au printemps, d'autres femelles, qui retournent sur l'*Abies*, sans qu'il y ait intercalation de reproduction sexuée. La fécondation devient ainsi de plus en plus rare.

Il serait oiseux de multiplier ces exemples de très grande variété dans les relations entre les

générations parthénogénétiques et sexuées[1]. Le trait commun à tous les cas, c'est que les premières sont beaucoup plus nombreuses, se succèdent plus rapidement et se produisent généralement dans des conditions favorables : température douce, abondance de nourriture, etc. Souvent les œufs parthénogénétiques et les œufs fécondables présentent des différences extérieures : les premiers sont plus petits, plus nombreux, pauvres en matières nutritives, à développement plus court ; les seconds possèdent des réserves abondantes et sont revêtus d'une coque épaisse, nécessaire pour passer l'hiver.

Les conditions extérieures peuvent apporter à ces cycles reproducteurs des modifications importantes. Plus la température et l'alimentation sont favorables, plus les générations parthénogénétiques peuvent être nombreuses. Dans une expérience déjà ancienne (1815), Kyber a pu obtenir pendant quatre années consécutives des générations exclusivement parthénogénétiques du Puceron du Rosier, en maintenant ses rosiers dans une chambre chauffée pendant l'hiver. La reproduction sexuée, au contraire, apparaît comme une adaptation aux conditions défavorables.

Les Pucerons furent étudiés très anciennement. Déjà Loewenhoek, au XVIIe siècle, remarqua qu'il y avait chez eux peu de mâles et que beaucoup de jeunes étaient produits d'une façon vivipare. Mais

1. Expression peu correcte éthymologiquement, mais en usage.

c'est Bonnet, en 1745, qui réussit le premier à élever pendant l'été une série de générations vivipares parthénogénétiques (9 générations) et vit apparaître en automne les mâles et les femelles dont les œufs fécondés n'éclosent qu'au printemps suivant. Degeer (1773), Kyber (1815), Siebold (1839), continuèrent l'étude de ces insectes; c'est Steenstrup, en 1842, qui découvrit chez eux l'alternance des générations. Mais pendant longtemps encore, les savants restèrent étrangers à l'idée de la reproduction parthénogénétique des Pucerons; Siebold (1856), tout en affirmant la parthénogénèse chez les Abeilles à la suite des travaux de Dzierzon, considérait les femelles vivipares des Pucerons comme des formes asexuées; Owen (1849) croyait que tous les œufs étaient fécondés en automne et que cette fécondation unique fournissait une « force spermatique » suffisante pour le développement des nombreuses générations de l'été suivant. L'idée qu'une fécondation était nécessaire pour tout développement était si bien enracinée que des savants tels que Lubbock (1857) et Huxley (1858) donnaient encore le nom de « faux-œufs » (*pseudova*) à ceux des femelles ovipares. C'est seulement peu à peu que l'on a étendu aux Pucerons la notion de parthénogénèse établie plus tôt pour les Abeilles et pour quelques autres insectes.

3. Les Lépidoptères nous offrent des cas assez fréquents de parthénogénèse, parmis lesquels il faut citer celui du ver à soie (*Bombyx mori*) qui,

normalement, se reproduit par fécondation, mais dont les élevages donnent souvent un certain pourcentage de développements parthénogénétiques. Chez les Lépidoptères, la parthénogénèse a surtout un caractère accidentel, exceptionnel. On rencontre de temps en temps parmi les pontes des œufs capables de se développer parthénogénétiquement, soit en s'arrêtant aux premiers stades, soit en continuant jusqu'à la forme chenille.

Chez les Orthoptères, les exemples de parthénogénèse n'ont été observés que récemment ; ce mode de reproduction semble ici moins répandu, de même que chez les Coléoptères où on n'a pu citer que quelques cas.

Les Diptères offrent un intérêt particulier en ce que la parthénogénèse prend chez eux une forme très spéciale à laquelle on a donné le nom de *pædogénèse* et dont nous parlerons un peu plus loin.

L'ordre des Névroptères contient deux espèces qu'on croit parthénogénétiques, les mâles y étant inconnus.

---

4. Des cas bien connus de parthénogénèse se rencontrent parmi les Crustacés inférieurs. Les plus intéressants sont peut-être les Daphnies, petits Crustacés vivant partout dans les mares ; chez elles, le lien entre le mode de reproduction et les conditions d'existence est particulièrement visible.

La parthénogénèse des Daphnies est connue depuis le XVIII[e] siècle : Schäffer l'observa le premier

en 1755, et on l'assimila bientôt à celle des Pucerons, déjà connue à cette époque. Comme chez les Pucerons, il y a ici des œufs fécondés, pondus en automne et hibernant, d'où sortent des animaux, tous femelles, qui produisent parthénogénétiquement pendant le printemps et l'été un grand nombre de générations. En automne, les mâles apparaissent dans la dernière de ces générations et l'accouplement se produit. Le nom d' « œufs d'hiver » et d' « œufs d'été » n'est cependant exact qu'approximativement : il serait plus juste de dire que les premiers correspondent aux conditions d'existence précaires, les seconds à celles plus favorables. Les mâles, comme Weismann l'a montré, apparaissent non seulement en automne, mais en général lorsque le froid arrive, que les mares se dessèchent et que la nourriture devient moins abondante. On a essayé de reproduire ces diverses conditions expérimentalement. Issakowitch (1905) a soumis le *Simocephalus vetulus* à des variations de température : à 24° et à condition que la nourriture soit suffisante, il obtenait des femelles parthénogénétiques ; à 16° il y avait un certain nombre d'individus des deux sexes ; à 8° le nombre de mâles augmentait, les œufs d'hiver apparaissaient. Mais plus manifeste encore que l'action de la température est celle de la nourriture : le jeûne provoque l'apparition de mâles, même à la température de 24°. Issakowitch suppose que la nutrition générale agit sur celle des cellules de l'oviducte, lesquelles influencent les ovules, les ovules bien

nourris donnant des femelles, les ovules mal nourris des mâles. — De même que le jeûne, une reproduction trop longtemps continuée paraît épuiser les animaux : après une longue série de générations parthénogénétiques, l'apparition des mâles est plus fréquente.

Il se peut d'ailleurs que cette influence des conditions extérieures n'ait pas la même valeur pour toutes les espèces : ainsi, un autre auteur, Strohl, qui a expérimenté sur une espèce différente (*Polyphemus pediculus*), a constaté deux cycles réguliers par an, indépendants de la température et de la nutrition.

Les phénomènes de parthénogénèse chez les Crustacés sont très inégalement répandus dans les différents ordres. Fréquents surtout chez les Phyllopodes, auxquels appartiennent tous les exemples que nous venons de citer, ils sont beaucoup plus rares chez les Ostracodes et les Copépodes et manquent tout à fait chez les Crustacés supérieurs.

Chez les Arachnides, quelques cas de parthénogénèse ont été signalés, et un cas seulement chez les Myriapodes.

---

5. Une parthénogénèse analogue à celle des Pucerons et des Daphnies s'observe chez les Rotifères. On trouve ici des espèces parcourant un ou plusieurs cycles par an, et on est loin d'être d'accord sur le rôle que jouent dans ce phénomène les con-

ditions extérieures. Maupas insiste sur l'action de la chaleur, Nussbaum sur celle de l'alimentation, Lauterborn, Wesenberg-Lund, Whitney pensent que ni l'une ni l'autre ne constituent le facteur principal.

C'est à propos des Rotifères que s'est posée la question de savoir dans quelle mesure l'intervention de la reproduction sexuelle dans le cycle évolutif pouvait être remplacée par des modifications de l'alimentation. Il résulte de certaines expériences sur les Protozoaires que la senescence peut être évitée à condition de changement du mode d'alimentation. Calkins a pu élever ainsi : 665 générations de Paramécies se reproduisant uniquement par bipartition et sans qu'aucune senescence ne se produise.

Dans les autres groupes d'Invertébrés, nous n'avons rien à signaler, ou à peu près. Certains auteurs ont bien cru observer la parthénogénèse, d'ailleurs limitée aux premiers stades, chez quelques Echinodermes, mais ce sont des cas rares et même incertains. Chez les Vers, dans les quelques cas où elle se présente, la parthénogénèse prend, comme chez les Diptères, la forme spéciale de pædogénèse (voir plus loin).

---

6. Tous les exemples de parthénogénèse que nous avons cités jusqu'à présent sont empruntés aux animaux d'organisation relativement inférieure,

aux Invertébrés. Et c'est seulement chez ces animaux que la parthénogénèse arrive à un complet développement, c'est-à-dire fournit des individus adultes. On a bien observé des commencements de segmentation de l'œuf chez quelques Vertébrés, mais cette segmentation n'aboutit pas à la formation de l'embryon. On l'a expliqué tantôt par l'action des spermatozoïdes à moitié morts, tantôt par une action physique ou chimique qui produirait une sorte de fragmentation de l'œuf. C'est chez les Oiseaux que la plupart de ces cas ont été signalés; viennent ensuite les Poissons et les Amphibiens, et enfin les Reptiles (avec quelques cas irréguliers signalés) et les Mammifères. Pour ces derniers, Janosik (1896) a cité des exemples où, chez le Lapin, l'œuf, encore dans le follicule de Graff, subit une segmentation avec formation d'un semblant de cavité de segmentation ; il se détache de la membrane pellucide comme dans le développement normal, mais se désagrège ensuite. Certains auteurs ne considèrent même pas ce cas comme une véritable parthénogénèse.

Les nombreux faits de parthénogénèse observés dans le règne animal ont amené les auteurs à en tenter des *classifications*. Geddes et Thompson, dans leur ouvrage sur l'*Évolution du sexe* (*Evolution of sex*, London, 1889) distinguent plusieurs sortes de parthénogénèse naturelle :

Parthénogénèse occasionnelle : c'est celle où un animal, normalement inapte à la parthénogénèse,

montre exceptionnellement cette faculté; c'est le cas, par exemple, du Ver à soie, de l'Étoile de mer.

Parthénogénèse facultative : c'est celle de la reine d'Abeilles qui tantôt féconde, tantôt ne féconde pas ses œufs, en ouvrant ou non sa poche copulatrice.

Parthénogénèse saisonnière : c'est celle que nous avons vue chez les Pucerons, les Daphnies, les Rotifères et qui semble être la plus répandue; les conditions extérieures en sont la cause déterminante.

Il y a enfin, et c'est, au contraire, le cas le plus rare, la

Parthénogénèse exclusive : c'est-à-dire celle dans laquelle l'espèce se perpétue indéfiniment sans fécondation; on l'a constatée chez quelques Rotifères et quelques Crustacés, dont le plus remarquable est l'*Artemia salina*. Cette espèce présente deux variétés : celle de Cagliari, se reproduisant par fécondation, et celle de Capodistria, normalement et continuellement parthénogénétique. La parthénogénèse exclusive est celle qui a été également désignée sous le nom de *Parthénogénèse constante* ou *thélitokie*, c'est-à-dire production exclusive de femelles. Le nombre d'espèces où elle est supposée exister se réduit de plus en plus, car on trouve des mâles là où ils étaient inconnus auparavant, de sorte que, au lieu d'une parthénogénèse exclusive, on a une alternance de générations, avec reproduction sexuée intervenant très rarement dans la série des générations parthénogénétiques.

Il ne serait cependant pas légitime de généraliser ces observations et d'arriver à conclure que

la parthénogénèse exclusive n'est pas réelle, même dans le cas où elle paraît avérée.

Pædogénèse. — A côté de la parthénogénèse que nous venons de décrire se place un mode de reproduction très particulier qui a reçu le nom de *Pædogénèse* (reproduction par des jeunes). Chez certains animaux, des formes larvaires deviennent sexuellement mûres et produisent des embryons. Le phénomène fut pour la première fois observé par Nicolas Wagner, en 1862, sur des larves de certaines mouches (*Cecidomia*) : le corps de ces larves renfermait d'autres larves vivantes. Wagner crut que celles-ci naissaient aux dépens du corps graisseux du parent, et c'est seulement quelques années plus tard qu'on vit qu'elles étaient produites par de véritables œufs. En même temps le même mode de reproduction fut observé chez d'autres espèces de Diptères (*Miastor metraloas*, *Chironomus Grimmii*). Il est intéressant de noter qu'on trouve tous les passages entre la reproduction par des larves et celle par des femelles adultes parthénogénétiques. Ainsi, chez la *Cecidomia* et le *Miastor* les œufs et les jeunes larves sont produits par des larves, chez le *Chironomus* la reproduction se fait par les nymphes et aussi par les femelles parthénogénétiques adultes.

La pædogénèse ne se rencontre pas seulement chez les Insectes. Chez certains vers parasites, les Trématodes, les larves issues des œufs pénètrent dans le corps de l'animal qui est leur hôte habituel, perdent là leurs cils, dans certains cas leur bou-

che et leur tube digestif (Sporocystes ou Redies) et donnent naissance dans l'intérieur de leur corps à une seconde génération de larves, les Cercaires. Cette reproduction accélérée peut quelquefois tenir à des conditions du milieu. Ainsi, si on introduit des larves d'un Trématode vivant sur le têtard de grenouille (*Polystomum integerrimum*) dans un têtard d'un âge moins avancé que ceux qu'elles habitent habituellement, on les voit se développer rapidement et donner des œufs en quelques semaines; de ces œufs sortent des femelles moins différenciées que celles qu'on voit normalement et qui, se développant dans la vessie de la jeune grenouille, exigent, pour être complètement adultes, un délai de trois ans.

Certains auteurs considèrent comme une sorte de pædogénèse la reproduction par certaines formes qui, bien qu'elles soient arrivées au terme de leur évolution, apparaissent comme incomplètement développées quand on les compare à d'autres formes de la même espèce. Telles sont les femelles aptères des Pucerons comparativement aux femelles ailées, les femelles de *Stylops* (Névroptère) qui conservent la forme larvaire. On classe aussi dans la pædogénèse les cas où la fécondation est opérée par des mâles incomplètement développés (mâles pigmés etc.); mais ces cas sont, naturellement, tout à fait en dehors de la question de la parthénogénèse.

CHAPITRE II

LES PHÉNOMÈNES CYTOLOGIQUES DE LA MATURATION DANS LA PARTHÉNOGÉNÈSE

1. La division cellulaire en général. Division indirecte. — 2. La maturation des éléments sexuels. Ovogénèse et spermatogénèse. — 3. La fécondation. — 4. La réduction chromatique; les trois sortes de réduction : quantitative, numérique et qualitative. — 5. La maturation dans la parthénogénèse. La parthénogénèse naturelle. — 6. La maturation dans la parthénogénèse expérimentale. — 7. Les chromosomes dans la parthénogénèse. — La question de régulation. — 8. L'individualité des chromosomes.

1. La division cellulaire en général. — Les êtres vivants, végétaux et animaux, à part certains organismes inférieurs, quel que soit leur mode de multiplication, présentent dans le cours de leur évolution une reproduction sexuée. A un moment donné de leur existence, ils possèdent des cellules spéciales, sexuelles, reproductrices, qui sont les œufs et les spermatozoïdes. De l'union d'un œuf et d'un spermatozoïde résulte une cellule nouvelle dont les bipartitions successives donnent un amas d'éléments qui, en se différenciant peu à peu, pro-

duisent un être nouveau, semblable à celui d'où proviennent les cellules sexuelles.

La division cellulaire est donc l'un des processus les plus importants qui interviennent dans la multiplication des êtres vivants.

Pendant longtemps, on a cru que cette division de la cellule se faisait d'une manière très simple, par étranglement, suivant le schéma établi par Remak : le nucléole s'étire et se divise en deux parties égales, puis le noyau s'allonge, prend la forme d'un bissac, s'étrangle en deux parties renfermant chacune un nucléole, et finalement le corps protoplasmique s'étrangle lui-même et se scinde en deux parties contenant chacune un noyau.

Depuis 1875, on a remarqué que, si ce mode de division existe réellement, il est cependant moins répandu qu'un autre mode de division, plus compliqué auquel on a donné le nom de *division indirecte* (*karyokinèse*, *mitose*, *cytodierèse*), par opposition à la division par simple étranglement qu'on appelle *division directe* ou *amitose*.

Bien que la division indirecte présente des variations assez nombreuses, suivant les cellules dans lesquelles on l'observe, elle peut cependant se ramener à un schéma duquel la division des cellules embryonnaires se rapproche le plus.

Il faut distinguer dans la mitose les phénomènes qui se passent dans le noyau et ceux dont le cytoplasma est le siège.

Le noyau d'une cellule à l'état de repos (*stade quiescent*), c'est-à-dire en dehors de la période de

division, renferme un réseau chromatique constitué par deux substances différentes : l'une, la *linine*, ayant peu d'affinité pour les matières colorantes (carmin, hématoxiline, vert de méthyle etc.), l'autre, la *chromatine*, se colorant au contraire fortement par ces matières tinctoriales. La chromatine se trouve sous forme de petits grains dans le réseau de linine (fig. 2, A).

Quand la cellule se prépare à se diviser, le réseau chromatique du noyau, qui avait une disposition très irrégulière, se transforme en un long filament pelotonné sur lui-même (le *peloton* ou *spirême*) (fig. 2, B). Le spirême se dédouble longitudinalement en deux filaments parallèles accolés qui se raccourcissent, de telle sorte qu'il devient plus lâche qu'il n'était au début (fig. 2, C). Bientôt le filament double se coupe transversalement en un certain nombre de tronçons égaux, auxquels on a donné le nom de *chromosomes* (fig. 2, D).

Pendant que le réseau chromatique du noyau subit ces transformations, on constate dans le cytoplasma, au voisinage du noyau, un petit corps sphérique (*sphère attractive*), avec une granulation centrale (*centrosome*) entourée d'une couronne de fins filaments disposés radiairement (*aster*) (fig. 2, A, B, *s*). Le centrosome et la sphère attractive se dédoublent. Les deux nouvelles sphères attractives, entourées chacune d'un aster, s'éloignent l'une de l'autre et se portent chacune à l'une des extrémités du plus grand axe du noyau qui a pris une forme ovoïde. Au contact des sphères

attractives, la membrane nucléaire disparaît, et les rayons des asters pénètrent dans le noyau,

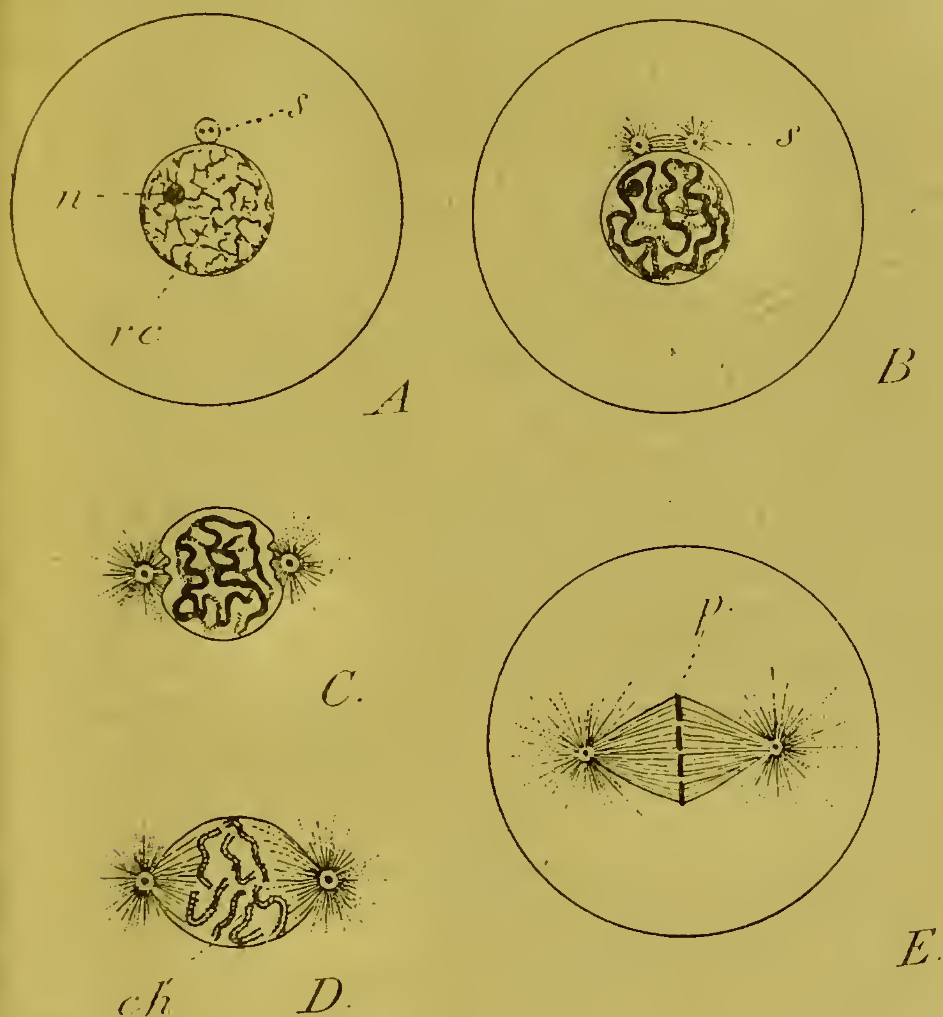


Fig. 2. — *Prophase de la mitose* (d'après Wilson).

A, cellules avec noyau au stade de repos; *rc*, réseau chromatique; *s*, sphère attractive; *n*, nucléole; B, stade de dédoublement des sphères attractives; C, noyau pendant le dédoublement du filament chromatique et au début de la formation du fuseau; D, le même avec filament découpé en chromosomes (*ch*) et le fuseau formé; E, stade de la plaque équatoriale (*p*).

refoulant les chromosomes vers le plan médian perpendiculaire au grand axe nucléaire (fig. 2, C, D). Les chromosomes se disposent alors régulièrement

à égale distance des deux pôles du noyau, occupés par les sphères attractives, en une *plaque équatoriale*, autour d'un fuseau constitué par de fins filaments achromatiques reliant entre elles les deux sphères attractives (fig. 2, E, *p*).

L'ensemble de ces phénomènes dont sont le siège le noyau et le cytoplasma constituent la *prophase* de la mitose.

Au stade suivant, dit de *métaphase*, les chromosomes de la plaque équatoriale, qui ont la forme de bâtonnets droits ou d'anses en forme de V, se dédoublent (fig. 3, F, *p*) ; les deux filaments parallèles qui constituaient chacun d'eux s'écartent l'un de l'autre. Chacune des moitiés longitudinales de chaque chromosome est attirée vers la sphère attractive dont elle est le plus rapprochée. Il résulte de ce fait que toute la substance chromatique contenue dans le noyau primitif se trouve répartie de chaque côté du plan médian de la cellule et du noyau en deux masses exactement égales, comportant chacune autant de demi-chromosomes que le noyau renfermait de chromosomes entiers.

A partir de ce stade commence la période d'*anaphase*, pendant laquelle se constituent les deux noyaux-filles[1] qui peu à peu prennent la structure

1. On appelle *cellules-filles* les deux cellules résultant de la division d'une cellule *(cellule-mère)*. Par extension, les cytologistes donnent le nom de *noyaux-filles*, de *chromosomes-filles*, de *centrosomes-filles*, aux noyaux, chromosomes, centrosomes résultant de la division d'un *noyau-mère*, d'un *chromosome-mère*, etc.

du noyau-mère avant la prophase, en parcourant en sens inverse les mêmes phases que celui-ci, depuis le stade de repos jusqu'à la scission du

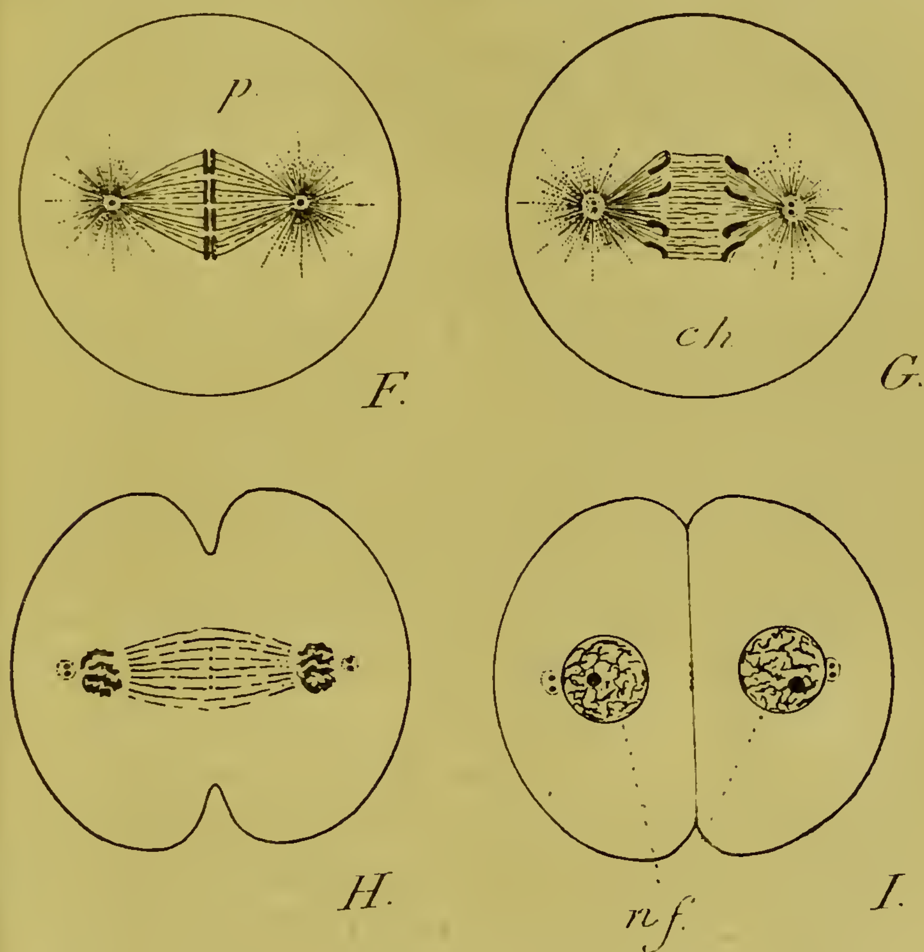


Fig. 3. — *Phases suivantes de la mitose* (d'après Wilson).

F, métaphase; *p*, plaque équatoriale; G, H, I, anaphase, avec reconstitution du noyau et étranglement du corps cellulaire; *ch*, chromosomes; *nf*, noyaux-filles.

spirème en chromosomes indépendants. Dans chaque noyau-fille, les chromosomes se soudent bout à bout pour former un filament pelotonné qui, finalement, se transforme en un réseau chromatique irrégulier. Durant cette reconstitution du

noyau, sa membrane se reforme à la périphérie, les filaments achromatiques des asters et du fuseau disparaissent, le corps cytoplasmique de la cellule entière s'étrangle par un sillon circulaire, dans le plan occupé primitivement par la plaque équatoriale ; finalement, le sillon devenant de plus en plus profond, sépare complètement les deux cellules-filles. Celles-ci sont identiques à la cellule-mère, mais elles sont moitié plus petites que celle-ci et leurs noyaux renferment moitié moins de chromatine que le noyau-mère (fig. 3, G, H, I).

Les cellules-filles sont alors au stade de repos au point de vue de la mitose ; mais les processus d'assimilation qui étaient arrêtés pendant la division reprennent toute leur activité : le cytoplasma et le noyau augmentent de volume. Quand chacune des cellules-filles aura récupéré la taille de la cellule-mère, elles se diviseront de nouveau en présentant les mêmes phénomènes qui ont accompagné la division de la cellule-mère.

On voit donc que la division indirecte aboutit au même résultat que la division directe, à savoir la multiplication cellulaire ; mais par les processus compliqués qu'elle met en jeu, elle assure beaucoup mieux l'identité des deux produits de division, en distribuant dans chacun d'eux la chromatine d'une manière absolument symétrique.

2. La maturation des éléments sexuels. — Ces notions tout à fait sommaires suffisent pour comprendre ce qui se passe dans les cellules sexuelles

avant leur union pour devenir l'origine d'un nouvel être. L'œuf et le spermatozoïde sont deux cellules en général très différentes l'une de l'autre. L'œuf est une cellule hypertrophiée, plus grosse que les autres cellules qui constituent les organes de l'être (*cellules somatiques*). Le spermatozoïde, au contraire, est une cellule très réduite, constituée de la façon suivante : le noyau de chromatine très condensée formant la tête, un flagellum, dépendance du cytoplasma, formant la queue, un centrosome, sous la forme d'un granule au point où la queue se rattache à la tête, et une extrêmement minime enveloppe cytoplasmique, appréciable seulement au point où la tête se rattache à la queue. Bien que ces deux sortes d'éléments reproducteurs soient si différents par leur volume et leur constitution, ils proviennent cependant de cellules primitivement à peu près identiques.

Dans les jeunes organes reproducteurs, ovaires ou testicules, on ne trouve que des cellules différant peu des cellules somatiques et rappelant par leur aspect les cellules embryonnaires. Les cellules de l'ovaire (*oogonies*) et celles du testicule (*spermatogonies*) se multiplient par division indirecte et augmentent par conséquent de nombre. A un moment donné, les oogonies cessent de se diviser; chacune d'elles augmente de volume, en accumulant dans son cytoplasma des matériaux de réserve qui seront utilisés plus tard, lors du développement de l'embryon. L'oogonie est devenue alors un oocyte. La période de

croissance dure plus ou moins longtemps et l'oocyte peut acquérir un volume considérable par rapport à celui de l'oogonie. Au terme de cette croissance, l'oocyte est le siège de phénomènes importants dont l'ensemble constitue ce qu'on appelle la *maturation* de l'œuf.

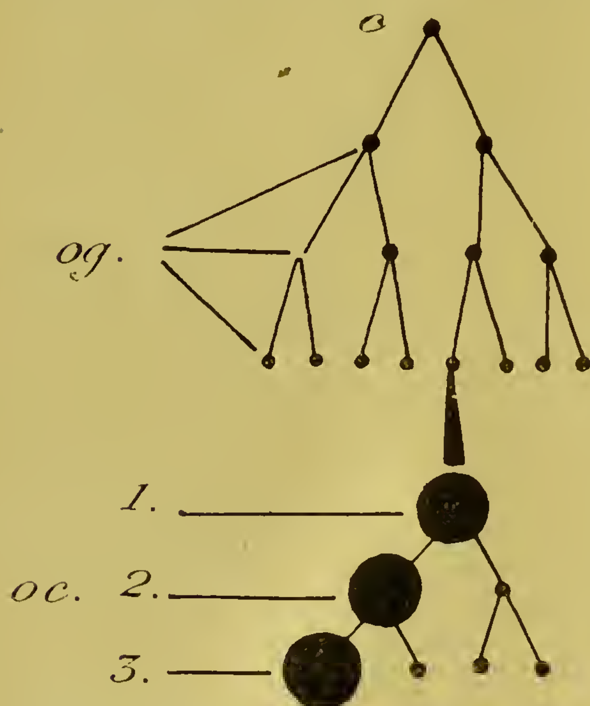


Fig. 4. — *Diagramme de l'ovogénèse* (d'après Boveri).

c, cellule germinale primitive; *og*, oogonies; *oc*, oocytes; *1*, de 1er ordre; *2*, de 2e ordre; *3e*, œuf mûr.

Le noyau de l'oocyte (*vésicule germinative*) se rapproche d'un point de la périphérie et se prépare à une mitose, en présentant les phénomènes successifs que nous venons de décrire à l'occasion de la cellule en général. Mais cette mitose, au lieu de donner naissance à deux cellules égales, aboutit à une division très inégale. Le noyau se partage bien en deux noyaux-filles égaux, mais le fuseau achromatique, dont le grand axe est perpendiculaire à la surface de l'œuf, fait sallie par l'une de ses extrémités en dehors de l'œuf, entraînant avec lui l'un des noyaux-filles entouré d'une petite quantité de cytoplasma. Il se forme

ainsi une très petite cellule abortive qui devient libre (*globule polaire*, *corpuscule directeur*, *corpus-*

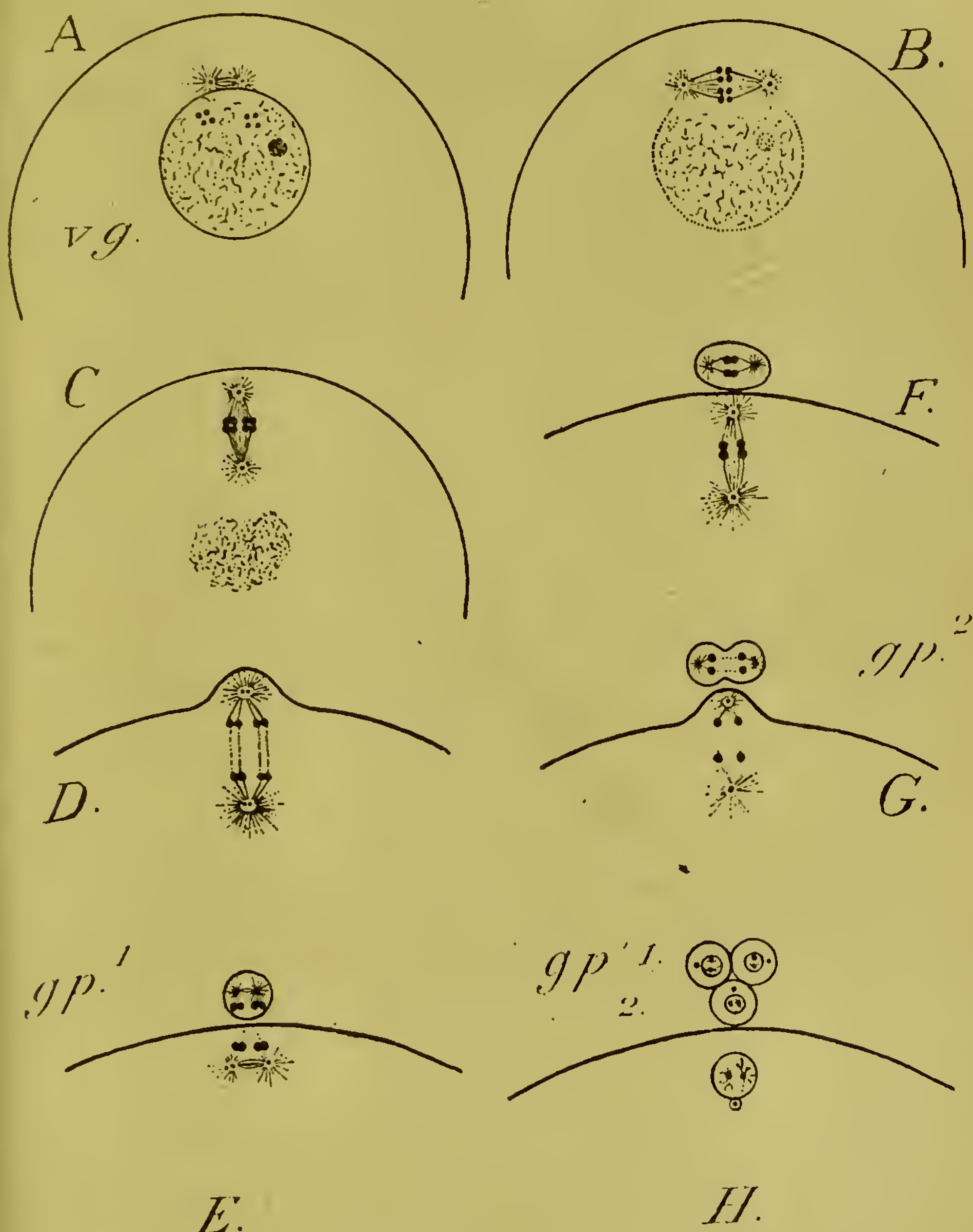


Fig. 5. — *Schéma de la maturation de l'œuf* (d'après Wilson).

vg, vésicule germinative; *gp*¹, 1ᵉʳ globule polaire; *gp*², 2ᵉ globule polaire. Le 1ᵉʳ globule polaire se divise ensuite en deux. Sous la surface de l'œuf on voit le pronucleus femelle (H).

cule de rebut). L'autre noyau-fille reste dans le voisinage de la périphérie de l'oocyte qui, par là, devient l'oocyte de deuxième ordre. Immédiatement après l'expulsion de ce premier globule polaire, le noyau demeuré dans l'œuf, dont les chromosomes sont restés isolés, sans se souder en un cordon unique, donne une nouvelle mitose. Pour cela, ses chromosomes se dédoublent, se placent à l'équa-

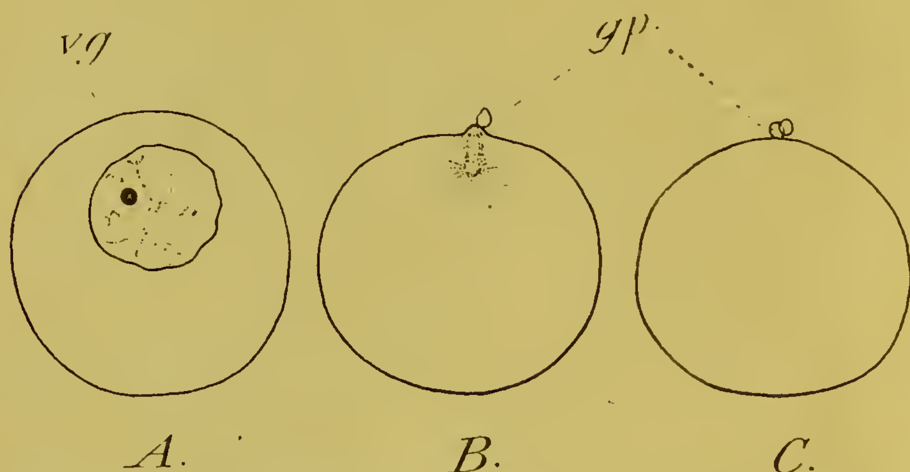


FIG. 6. — *Formation des globules polaires chez le Toxopneustes* (d'après Wilson).

A, changement préliminaire de la vésicule germinative (*vg*); B, le 1er globule polaire expulsé, préparation de l'expulsion du 2e globule; C, les deux globules polaires expulsés (*gp*).

teur d'un nouveau fuseau, et il se produit un second globule polaire prenant naissance de la même manière que le premier. Après l'expulsion de ce second globule polaire, l'œuf est *mûr*, c'est-à-dire apte à se fusionner avec le spermatozoïde. Il renferme un noyau (*noyau de l'œuf*, *pronucleus femelle*) qui ne contient que le quart de la quantité de chromatine du noyau primitif de l'oocyte de premier ordre,

puisque ce noyau s'est divisé deux fois de suite par mitose, sans stade de repos et d'accroissement interposé entre les deux divisions.

Les spermatogonies se comportent comme les oogonies. Elles se multiplient par mitose, puis pas-

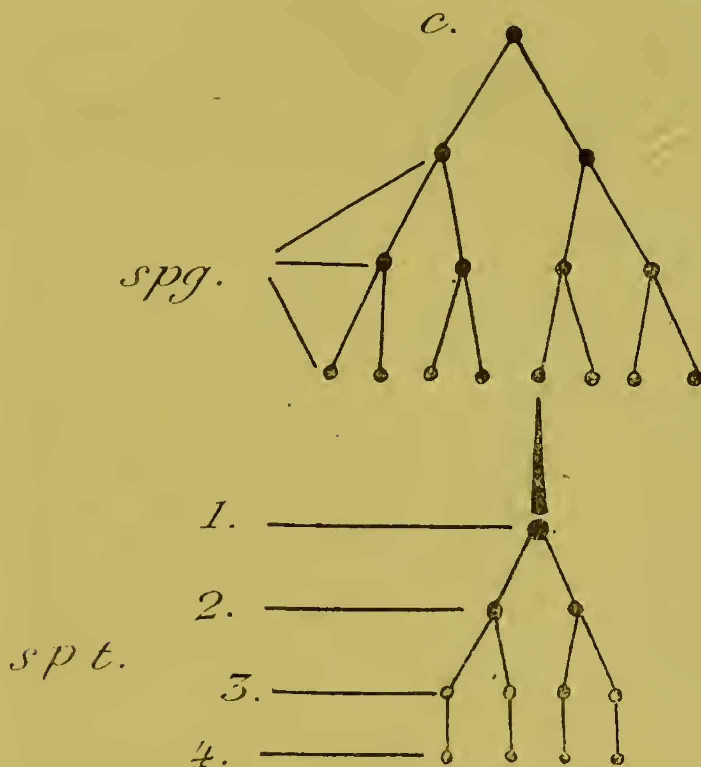


FIG. 7. — *Diagramme de la spermatogénèse* (d'après Boveri).
c, cellule germinale primitive; *spg*, spermatogonies; *spt*, stades suivants; *1*, spermatocytes de 1er ordre; *2*, spermatocytes de 2e ordre; *3*, spermatides; *4*, spermatozoïdes.

sent à l'état de *spermatocytes* de premier ordre qui s'accroissent, mais relativement peu si l'on compare leur augmentation de volume à celle que présente l'oocyte. Puis chaque spermatocyte de premier ordre se divise une première fois en deux spermatocytes de deuxième ordre, puis une deuxième

fois pour donner quatre spermatides qui se transforment peu à peu en spermatozoïdes par condensation de leur noyau et disparition d'une grande partie de leur cytoplasma.

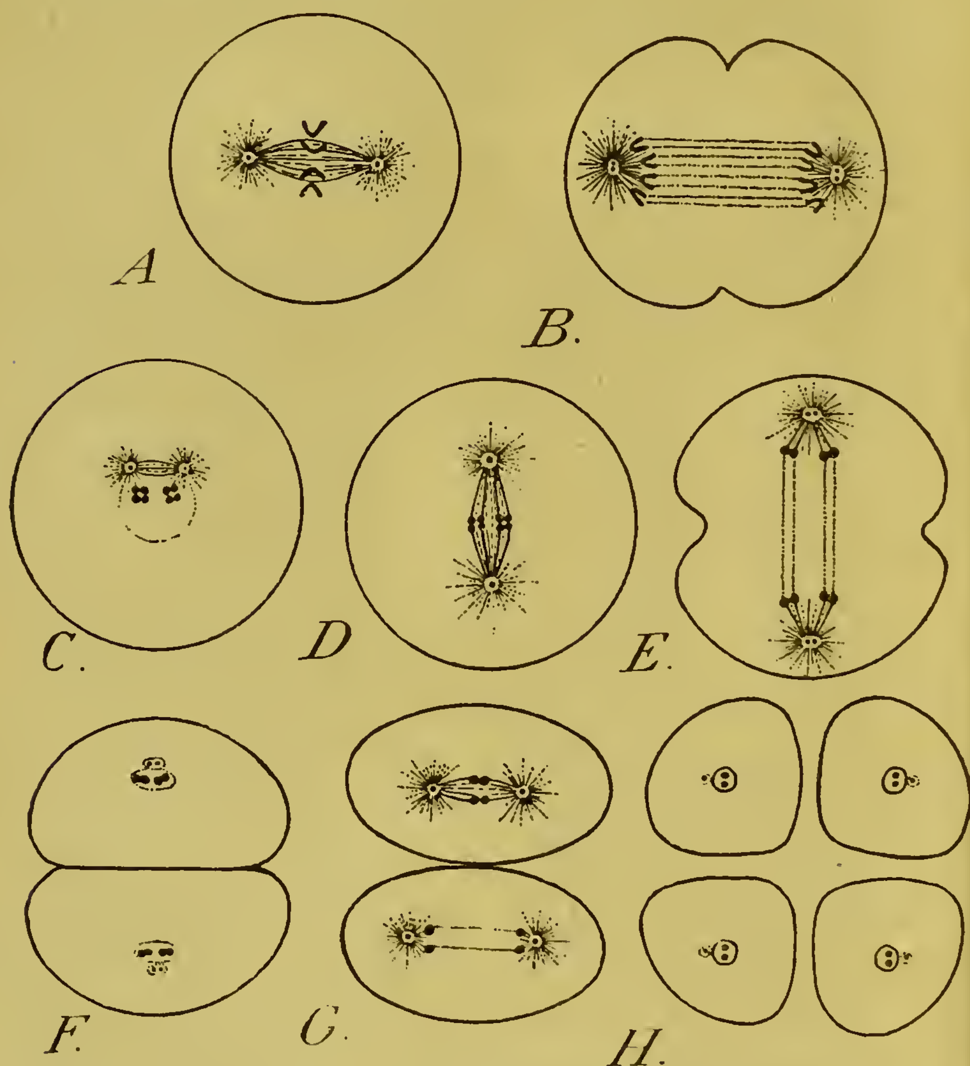


FIG. 8. — *Schéma de la maturation du spermatozoïde* (d'après Wilson). A, B, division d'une spermatogonie; C, D, E, F, division d'un spermatocyte de 1er ordre en deux spermatocytes de 2e ordre; G, H, division des deux spermatocytes de 2e ordre pour former quatre spermatides.

La maturation de l'élément mâle diffère de l'élément femelle en ce que la spermatogonie donne

naissance à quatre spermatozoïdes égaux et également fonctionnels, tandis que l'élément femelle, l'oogonie, donne naissance à un seul œuf fonctionnel, les autres produits de la division, les globules polaires, étant des cellules abortives.

Il n'y a généralement que deux globules polaires, mais quelquefois, et c'est le cas qui doit être considéré comme typique, le premier globule polaire se divise en deux autres et l'on a finalement, pour chaque oogonie, trois cellules abortives et un œuf fonctionnel qui a gardé tout le cytoplasma et un quart seulement du noyau primitif, ce qui rend complet, en ce qui concerne le noyau, le parallélisme avec ce qui se passe chez l'élément mâle, le spermatozoïde, qui ne contient que le quart du noyau.

3. **La fécondation.** — Au moment de la fécondation, un spermatozoïde entre dans l'œuf. Sa tête, c'est-à-dire son noyau, se gonfle en absorbant des liquides du cytoplasma de l'œuf et se transforme en un noyau réticulé (*pronucleus mâle*), semblable au noyau de l'œuf. Le pronucleus mâle et le pronucleus femelle se fusionnent pour former le premier noyau de segmentation de l'œuf. Ce premier noyau de segmentation se divisera ensuite par mitose, et sa division entraînera celle de l'œuf qui se partage en deux blastomères. Le centrosome de l'œuf disparaît probablement après l'expulsion du second globule polaire. La division du premier noyau de segmentation est dirigée par le centro-

some du spermatozoïde, situé entre la tête et la queue. C'est le commencement de la segmentation de l'œuf qui aboutit à la formation d'un amas de cellules, aux dépens desquelles se constituera l'embryon.

Les phénomènes que nous venons de décrire

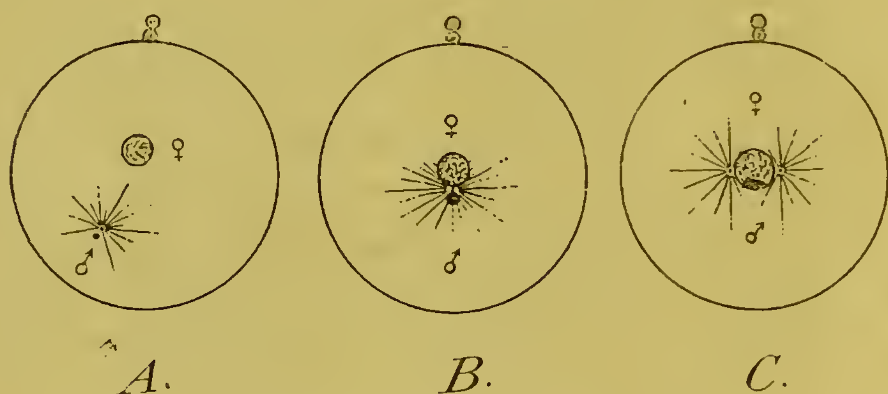


Fig. 9. — *Schéma de la fécondation.*

A, ♀ pronucleus femelle, ♂, pronucleus et centrosomes mâles après l'entrée du spermatozoïde ; B, rapprochement des deux pronucleus ; C, leur fusion pour constituer le noyau de segmentation.

d'une manière schématique, pendant la maturation des éléments reproducteurs, et pendant la fécondation sont admis sans contestation par tous les biologistes, depuis les recherches classiques de Bütschli, Fol, Ed. Van Beneden, O. Hertwig, Flemming, etc. Mais la question s'est progressivement compliquée du jour où, au lieu de ne considérer que la filiation des noyaux, on a cherché à approfondir ce qui se passe dans l'intimité de la chromatine pendant ces processus. Cela a amené à examiner la maturation des trois points de vue : quantitatif, numérique, et qualitatif.

4. La réduction chromatique. — *1° La réduction quantitative.* — Il n'est pas douteux que la masse chromatique de la cellule mûre ne soit le quart de celle de l'oocyte (ou du spermatocyte) de deuxième ordre. Il ne peut en être autrement, car aucune augmentation de la substance chromatique n'intervient pendant la maturation. Nous verrons la haute importance de ces rapports quantitatifs, surtout du deuxième, quand nous comparerons les phénomènes de maturation dans la parthénogénèse et dans la fécondation. Quant à la question de savoir quel est le rapport quantitatif de la chromatine entre la cellule sexuelle mûre et les cellules somatiques, elle ne saurait être résolue d'une façon précise et, à vrai dire, ne se pose même pas, par le fait que les cellules somatiques ont, selon leurs différenciations ultimes, des quantités de chromatine extrêmement variables et que, d'autre part, pendant la longue multiplication des oogonies ou des spermatogonies qui précède la maturation, la chromatine a subi dans le noyau des accroissements considérables et nullement constants. L'ovule non réduit peut contenir des dizaines et des centaines de fois autant de chromatine que les cellules germinales primitives. Tout ce que l'on peut dire, c'est que la cellule sexuelle mûre contient, malgré sa double réduction, une quantité considérable de cette substance infiniment précieuse qu'est la chromatine.

2° *Réduction numérique.* — Selenka, en 1878, le premier appela l'attention des biologistes sur ce fait

que, dans les cellules d'une espèce donnée, le nombre des chromosomes, au moment de la mitose, paraît être constant. Il avait constaté que, dans les cellules de segmentation de *Toxopneustes variegatus*, le réseau chromatique, au moment de la mitose, se transforme en un nombre à peu près constant de chromosomes. Depuis cette époque, tous les cytologistes ont eu soin de noter le nombre des chromosomes libres que l'on observe au moment de la mitose, et ils sont autorisés à établir, comme une loi générale, que le nombre de chromosomes est variable suivant les espèces animales et végétales, mais constant pour une même espèce. L'*Ascaris megalocephala* var. *univalens* est l'espèce qui renferme le moins de chromosomes, c'est-à-dire 2 ; l'*Artemia salina* en posséderait 168, d'après Brauer. Les nombres les plus fréquents sont compris entre 12 et 24.

Il est à remarquer que le nombre des espèces chez lesquelles on a réussi à compter le nombre de chromosomes est tout à fait infime par rapport à celui des espèces d'êtres vivants : deux ou trois centaines au plus. Dans quelques-unes de ces espèces, le nombre de chromosomes peut varier du simple au double dans les cellules somatiques [1].

Quiconque a essayé de compter les chromosomes

1. Ainsi, Korschelt a trouvé pour les cellules embryonnaires d'*Ophyotrocha* en général 4 chromosomes, mais souvent 8 ; Henking, dans l'épithélium de l'oviducte de la larve de *Pyrrhocoris*, tantôt 24, tantôt 12 ; von Winiwarter, dans l'épiploon et l'amnios du Lapin, a trouvé un nombre variant entre 36 et 80, etc.

dans un noyau sait combien cette opération est difficile quand ces éléments sont nombreux et de petites dimensions. Les causes d'erreur sont multiples. La numération est plus aisée dans les cellules sexuelles, les chromosomes étant en quantité moitié moindre ; aussi, bien souvent, les observateurs se sont-ils bornés à constater qu'il y avait plus de chromosomes dans les cellules somatiques que dans les cellules sexuelles, et en ont conclu qu'il y en avait deux fois plus. Aussi ont-ils toujours indiqué un nombre pair.

Dans ces dernières années, un auteur, P. Della Valle, s'est élevé contre la loi, admise jusqu'à présent, de la constance du nombre des chromosomes, disant que les numérations qui ont servi à l'établir ont été trop peu nombreuses et qu'au contraire les cas de variabilité sont beaucoup plus fréquents. Ce qui serait constant dans une cellule de nature donnée et dans les conditions données, c'est la grandeur moyenne des chromosomes ; quant à leur nombre, il serait simplement le quotient de la quantité totale de chromatine (variable) par cette grandeur. Les chromosomes seraient des agrégats variables, se reconstituant après chaque mitose aux dépens d'éléments chromatiques qui peuvent être différents. Le même auteur a constaté dans les globules rouges de la Salamandre un phénomène très intéressant qui non seulement va à l'encontre de l'idée de la constance du nombre de chromosomes, mais détruit toute limite tranchée entre la division indirecte et la division

directe. On observe, en effet, tantôt des globules rouges présentant des mitoses typiques, tantôt des globules possédant des chromosomes plus nombreux et plus petits qui ne se scindent pas chacun pour son compte, mais simplement se partagent en deux groupes se dirigeant vers les deux pôles du noyau, tantôt, enfin, des globules dans lesquels les chromosomes forment comme une sorte de poussière et où la division se rapproche de l'amitose.

Sous réserves de ces importantes restrictions, nous prendrons pour les descriptions ci-dessous le cas où le nombre des chromosomes est constant.

Weismann et son école admettent qu'il y a une division longitudinale de chromosomes du noyau de l'oocyte (ou du spermatocyte) du 1er ordre, en sorte que l'oocyte (ou le spermatocyte) du 2e ordre en contient autant que l'oocyte (ou le spermatocyte) du 1er ordre ou que la cellule somatique. Mais, lors de la deuxième division maturative, il n'y a pas de division de chaque chromosome : les noyaux-filles, et par suite les cellules sexuelles mûres, reçoivent chacune la moitié de la totalité des chromosomes de la cellule-mère.

C'est là encore une constatation importante à retenir au point de vue de la comparaison entre la parthénogénèse et la fécondation.

Il s'en faut de beaucoup que cette façon simple et nette d'envisager les choses ait été universellement admise par les autres écoles et corroborée partout par l'observation des faits particuliers. Les uns admettent que la réduction se fait à un autre

moment, d'autres par un autre procédé : ils font intervenir des phénomènes de division précoce, des groupements spéciaux, éventuellement de soudure de chromosomes ou de parties de chromosomes, qui compliquent singulièrement la conception du phénomène. Mais ce n'est pas le lieu ici d'exposer par le menu le détail de ces discussions, et nous nous contenterons d'insister sur le fait sur lequel on est à peu près d'accord, savoir que le nombre de chromosomes reste égal à celui des cellules somatiques dans les cellules sexuelles qui n'ont subi qu'une division réductrice et qu'il est réduit de moitié dans celles qui ont subi les deux divisions.

3° *Réduction qualitative.* — Les auteurs admettent implicitement (et d'une façon qui nous paraît d'ailleurs hautement contestable) que les chromosomes ont une constitution qualitative identique à elle-même dans leur épaisseur, mais que cette constitution varie dans le sens de la longueur. Il en résulte que, lorsqu'un chomosome se divise longitudinalement en deux moitiés qui iront l'une dans l'un, l'autre dans l'autre noyau-fille, ces deux moitiés sont considérées comme qualitativement identiques entre elles et la division est dite *équationnelle.* Lorsque, au contraire, le ruban du spirême ou un chromosome se divise transversalement, celui-ci en deux, celui-là en plusieurs tronçons, ces tronçons sont considérés comme ayant ou pouvant avoir des constitutions qualitatives différentes. Il résulte de cette manière de voir que, si les noyaux-filles reçoivent chacun la moitié des chromosomes,

ou chacun une moitié de chaque chromosome coupé transversalement, ils sont considérés comme qualitativement non identiques. Chacun n'a donc plus qu'une partie des caractères qualitatifs de la chromatine maternelle ; il est donc réduit par rapport à celle-ci, et la division est dite *réductionnelle*. C'est là une chose qui a une très grande importance dans les théories régnantes, car on considère, sans que cela soit, d'ailleurs, en aucune façon démontré, que la chromatine est le substratum matériel des caractères, en sorte que la chromatine de l'œuf résume en elle les caractères spécifiques de l'espèce à laquelle l'œuf appartient, et chaque cellule issue de cet œuf, tous les caractères de la lignée cellulaire dont elle est la souche.

Il résulte de ce qui précède qu'en ce qui concerne la chromatine, trois conséquences de la fécondation sont à retenir :

1° La réunion des deux noyaux double la masse totale de la chromatine et la rend égale à ce qu'elle était au stade de l'oocyte (ou de spermatocyte) de 1er ordre.

2° Elle a pour effet de ramener au nombre normal, caractéristique des cellules somatiques, le nombre réduit des chromosomes des cellules sexuelles mûres.

3° Pour ceux qui admettent à la fois la réduction qualitative et la signification des chromosomes comme porteurs des caractères héréditaires, elle favorise la variation individuelle, en doublant les possibilités évolutives.

Après avoir exposé ce qui se passe dans l'œuf dans le cas normal et le plus fréquent, la fécondation, voyons comment il se comporte là où il est obligé de se passer de fécondation : dans la parthénogénèse.

5. La maturation dans la parthénogénèse naturelle. — La maturation ne suit pas, dans un œuf destiné à se développer parthénogénétiquement, une marche toujours identique. Dans la parthénogénèse naturelle, trois types généraux peuvent être distingués.

1° Ce type comprend la majorité des cas de parthénogénèse naturelle ; c'est aussi celui qui a été le plus anciennement observé. L'œuf n'expulse qu'*un seul* globule polaire. C'est Weismann qui, le premier (1886), découvrit ce phénomène chez les Daphnies (*Polyphemus*). Blochmann (1888) observa, de son côté, que, chez les Pucerons, tandis que les œufs destinés à être fécondés expulsaient deux globules polaires, les œufs parthénogénétiques n'en expulsaient qu'un. D'autres auteurs confirmèrent ses observations et constatèrent les mêmes faits chez des Ostracodes et des Rotifères. Weismann en conclut que l'unique globule polaire expulsé est le premier, celui qui ne comporte pas de réduction numérique de chromosomes. L'absence de fécondation n'aurait dans ce cas aucune influence sur la constitution nucléaire des cellules de l'embryon futur, sous aucun des rapports, quantitatif, numérique ou qualitatif, puisque ces trois sortes

de réductions sont exclusivement imputables au deuxième globule polaire [1].

2° Dans le second type, la marche du processus est plus compliquée, bien qu'elle aboutisse à la fin au même résultat : il y a bien deux globules polaires expulsés, mais le deuxième vient dans la suite se réfusionner avec l'œuf. Boveri constata d'abord (1887) sur un œuf fécondé, celui d'*Ascaris megalocephala*, que dans certaines conditions pathologiques, le deuxième globule polaire n'est pas expulsé au dehors : son noyau reste dans l'intérieur de l'œuf et vient plus tard se fusionner avec le pronucleus femelle. Il pensa alors que dans les œufs parthénogénétiques les choses pouvaient se passer de même. Quelques années plus tard (1893), Brauer constata, en effet, que dans l'œuf parthénogénétique d'*Artemia salina* le second globule polaire formé commence à se détacher de l'œuf, mais rentre ensuite dans l'intérieur et se refusionne avec son pronucleus [2].

1. Naturellement, ces constatations n'ont été faites d'une façon précise que dans un petit nombre de cas. Woltereck a compté les chromosomes des *Cypris* parthénogénétiques : il en a trouvé 12 dans les oogonies, 12 dans le premier (et unique) globule polaire et 12 dans le premier noyau de segmentation.

2. A ce mode de maturation se rattache l'observation de faits très particuliers qui, d'après Petrunkewitch (1901), se produiraient dans les œufs parthénogénétiques des Abeilles. Il y aurait là expulsion des deux globules polaires; donc réduction du nombre de chromosomes (8 au lieu de 16), mais le premier globule polaire se diviserait et donnerait deux noyaux ayant chacun huit chromosomes; l'un de ces noyaux secondaires se conjuguerait avec celui du second

Une observation semblable fut faite par Ruckert (1895) chez *Cyclops strennus*.

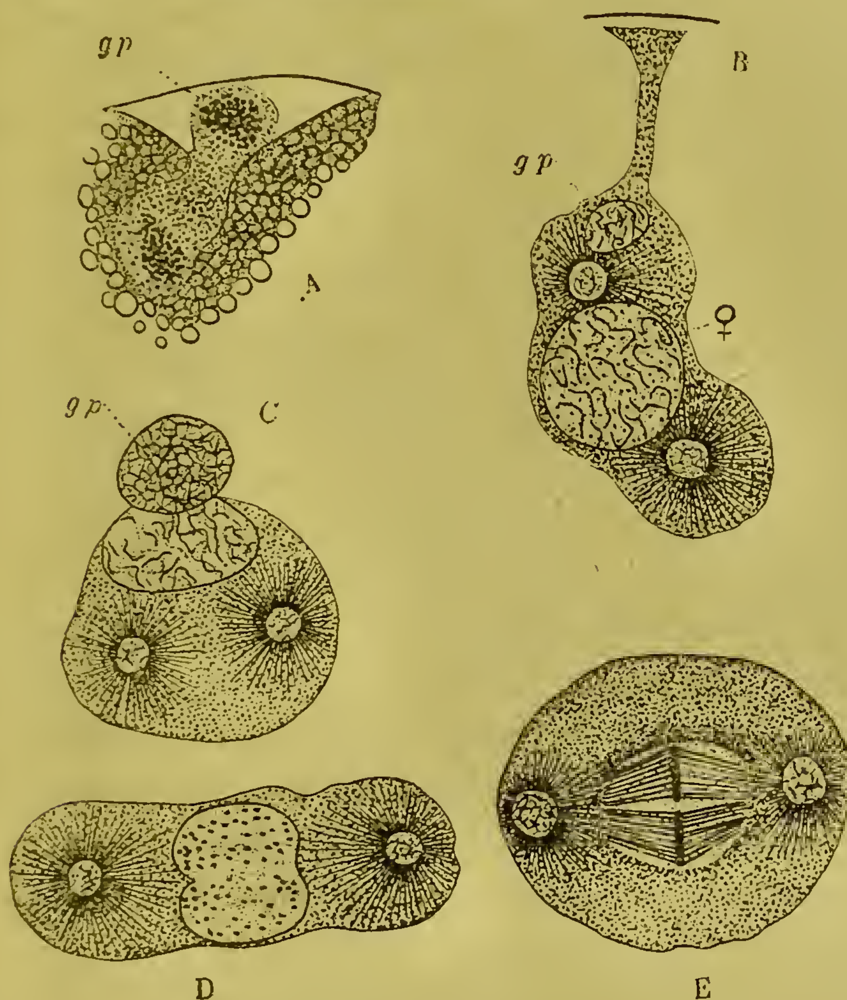


Fig. 10. — *Deuxième type de maturation de l'œuf parthénogénétique d'Artemia* (d'après Brauer).

A, formation du 2e globule polaire (*gp*); B, retour de ce globule dans l'œuf; *gp*, globule polaire; ♀, pronucleus femelle; C, union du globule polaire avec le pronucleus femelle; D, noyau de segmentation et asters; E, première figure de division avec plaque équatoriale.

globule polaire et donnerait ainsi un noyau à seize chromosomes *(syntelosoma)*. Ensuite, tandis que le pronucleus femelle se divise et donne une lignée de noyaux ne renfermant que huit chromosomes, le syntélosome, lui aussi, entrerait en segmentation, un peu plus tard, et donnerait les

Dans ce second type de maturation, par conséquent, la réduction numérique des chromosomes se produit bien, mais son effet est annihilé par le refusionnement. Il ne soulève donc aucune question. Il n'en est pas de même du troisième type.

3° Ici les deux globules polaires sont expulsés, comme dans le cas de la fécondation.

Le phénomène fut observé par Blochmann chez l'Abeille (1889) et confirmé depuis par d'autres auteurs : le deuxième globule polaire reste bien près de la surface de l'œuf, dans une sorte de vésicule, mais ne se refusionne jamais avec lui. Un assez grand nombre d'autres cas, où les deux globules polaires sont émis, furent observés depuis chez des Insectes (*Bombyx. Liparis dispar, Leucomia*, *Lasius*, *Rhadites*, Tenthrèdes, Cynipides, Chalcidiens) et des Rotifères (*Asplanchna*, *Hydatina*). Parmi ces animaux, beaucoup présentent une succession de nombreuses générations parthénogénétiques (par exemple les Tenthrèdes, les Cynipides)[1].

Dans ce troisième cas, le nombre de chromo-

noyaux des cellules sexuelles qui, ainsi, seraient assurées d'avoir le nombre de chromosomes originel (16), tandis que les cellules somatiques, issues de l'œuf proprement dit, n'en contiendraient que huit.

1. Chez certains animaux, le mode de maturation est différent, suivant la catégorie d'œufs : ainsi, chez l'*Asplanchna* et l'*Hydatina senta*, les œufs qui donnent des mâles expulsent deux globules polaires, comme les œufs fécondés du même animal, sans que le deuxième vienne se refusionner avec l'œuf; ceux qui donnent des femelles n'émettent qu'un seul globule polaire.

somes étant réduit sans que la fécondation ou le refusionnement avec le deuxième globule polaire viennent rétablir le nombre normal, la question se pose de savoir ce que deviendra le nombre de chromosomes dans les générations successives. Nous allons examiner cette question dans un instant, après avoir parlé de la parthénogénèse expérimentale, au sujet de laquelle elle se pose aussi en général.

6. La maturation dans la parthénogénèse expérimentale. — Dans la parthénogénèse expérimentale, il existe un cas tout à fait exceptionnel où le développement peut se produire à un moment quelconque de la maturation de l'œuf. C'est celui de l'*Asterias glacialis*. Là, en effet, l'œuf est à l'état d'ovule pourvu de sa vésicule germinative au moment où on l'extrait de la glande génitale, et c'est dans l'eau, sous les yeux de l'observateur que, en quelques heures, il accomplit tous les stades de sa maturation. On peut donc lui appliquer les réactifs parthénogénisants avant toute émission de globules polaires, ou après émission du premier globule, ou des deux.

Mais dans tous les autres cas, l'œuf étant par la nature destiné à la fécondation a accompli normalement sa maturation complète lorsqu'on le soumet à l'action des réactifs. Il se trouve donc dans la même situation, en ce qui concerne les chromosomes, que les œufs de la parthénogénèse naturelle dans le troisième cas mentionné plus haut.

7. Les chromosomes dans la parthénogénèse. — Nous venons de voir que, dans les deux premiers cas de la parthénogénèse naturelle, le nombre des chromosomes restait normal. Mais dans le troisième cas et dans la parthénogénèse expérimentale (sauf dans le cas exceptionnel de l'*Asterias glacialis*) il n'en est plus de même, et nous devons examiner ce qui se passe dans ces circonstances.

Le nombre de chromosomes se trouvant réduit de moitié au moment où l'œuf entre en segmentation, deux cas peuvent se présenter : ou bien ce nombre se rétablit par autorégulation, on bien il reste réduit, et l'on est en droit alors de se demander ce qu'il deviendra dans les générations parthénogénétiques successives.

Les observations sont encore peu nombreuses sur ce sujet. Chez certains Insectes, tels que les Tenthrèdes et les Cynipides, où le nombre de générations parthénogénétiques est considérable, on a pu constater (Henking, Doncaster) que, dans les deux divisions maturatives, les chromosomes se scindent longitudinalement, de sorte que leur nombre n'est pas réduit. Dans d'autres cas, comme chez l'Abeille, il se produit ce qu'on peut appeler une régulation *préventive*. L'œuf parthénogénétique, après avoir émis deux globules polaires, possède un nombre de chromosomes réduits, et il reste réduit dans l'insecte qui en naît, c'est-à-dire dans le faux bourdon. Si, dans la spermatogénèse de ce faux bourdon la maturation se produisait de façon normale, les spermatozoïdes auraient un nombre

de chromosomes de moitié plus petit encore, et la seconde génération d'Abeilles s'en ressentirait. A la longue, le résultat serait le même que dans le cas de nombreuses générations parthénogénétiques. Mais dans la spermatogénèse du faux bourdon, une des divisions réductrices est supprimée, et ainsi la diminution indéfinie est empêchée par avance[1].

Dans la parthénogénèse expérimentale, on n'a jamais pu jusqu'à présent élever plusieurs générations successives, mais ce qu'on a pu voir en comptant le nombre de chromosomes chez des larves parthénogénétiques fait plutôt penser que la régulation intervient dans cette première génération-même.

Ainsi, Delage a constaté (1899 et 1901) que, dans les Échinodermes, il y a au début, chez les embryons parthénogénétiques, moitié moins de chromosomes que chez les embryons provenant d'œufs fécondés, mais que plus tard, le nombre de chromosomes devient normal par autorégulation[2].

D'un autre côté, Tennent et Hogue arrivent à une conclusion opposée, bien qu'ils aient trouvé le même nombre de chromosomes dans les œufs non fécondés d'Échinodermes et dans les œufs fécondés,

1. Observation de Mèves (1907).

2. Ces conclusions ont été contestées par Boveri et Wilson qui les attribuent à une erreur provenant de ce que Delage a accepté comme donnée relativement au nombre normal de chromosomes un nombre moitié trop faible.

mais dans ces derniers les chromosomes seraient bivalents, c'est-à-dire se composeraient chacun de deux chromosomes accolés.

Chez les embryons parthénogénétiques de Grenouilles, obtenus par Bataillon, les premières observations faites par cet auteur semblaient contraires à l'idée de régulation : aux premiers stades de développement, jusqu'à 17 heures, il n'a pu voir que le nombre réduit de chromosomes (12), sans régulation. Mais Henneguy a constaté depuis, aux stades plus avancés, chez des têtards de plusieurs millimètres de longueur, qu'aucune différence n'existait entre leurs chromosomes et ceux des têtards normaux[1]. Il semble donc bien qu'une régulation intervient à un moment donné, peut-être assez tardif, de l'évolution.

8. L'individualité des chromosomes. — A cette question de régulation se rattache celle de *l'individualité* des chromosomes. Si les chromosomes sont des formations constantes, indépendantes les unes des autres et se retrouvant sous la même forme après chaque division, ils ne peuvent pas être remplacés par d'autres une fois disparus d'une cellule. Une régulation n'est possible que si les chromosomes sont des formations temporaires, dues à un état particulier du noyau et n'ayant entre elles aucune relation d'une génération cellulaire à l'autre. La première opinion a été émise par Rabl

1. Communication verbale inédite de M. Henneguy.

en 1885, défendue par Boveri et adoptée par beaucoup de cytologistes; la seconde est partagée par Hertwig, Mèves, Fick, etc.

D'après Boveri, les chromosomes sont des individus, des organismes élémentaires ayant une existence propre dans la cellule. Leur forme typique, qui se manifeste dans la mitose, est celle d'un filament ou d'un bâtonnet; dans le noyau à l'état de repos, cette forme varie suivant les cellules et suivant les générations d'une même espèce de cellules. Les chromosomes émettent des expansions pseudopodiques qui les réunissent entre eux. On peut se représenter les rapports entre les chromosomes et le cytoplasma comme une symbiose très étroite. Ce que nous nommons cellule proviendrait de la fusion d'organismes protoplasmiques, de monères, dont un certain nombre, les chromosomes, se seraient établis dans un organisme plus grand, le corps cellulaire. Enfermés dans la vacuole du noyau, les chromosomes opèrent des échanges avec le cytoplasma environnant et y pénètrent au moment de la reproduction, de façon que chaque cellule-fille renferme la moitié de chacun d'eux[1].

1. A l'appui de cette manière de voir, Boveri invoque plusieurs catégories de faits : la persistance, dans certains cas bien rares, dans le noyau au repos, des chromosomes séparés et se retrouvant tels quels à la division suivante (chez l'*Ascaris*); la taille réduite des noyaux et des cellules dans les embryons d'Oursins issus d'une fécondation de fragments d'œufs dépourvus de noyau (ce qui prouverait qu'aucune régulation n'intervient); la taille exagérée, au contraire, des noyaux renfermant un nombre de chromo-

Quelque intéressante que puisse paraître cette hypothèse, et même si l'on admet la valeur des preuves apportées par Boveri, il n'en reste pas moins vrai que l'individualité des chromosomes est une chose inconcevable dans le cas de la reproduction parthénogénétique prolongée avec expulsion de deux globules polaires, et que la régulation, bien qu'elle n'ait pas été directement observée, devient une nécessité logique.

somes double du normal, provenant d'embryons issus de la division d'un œuf, dans lequel on a empêché le spermocentre de se diviser et où, à la place d'un amphiaster, il y avait un monaster (absence de régulation également). D'autres auteurs ont cité à l'appui de la même thèse les « hétérochromosomes » très spécialisés régissant le sexe de certains Insectes et aussi le fait que, chez quelques espèces, le noyau mâle et le noyau femelle restent indépendants pendant les premiers stades de la segmentation. Mais, parmi ces faits, les uns sont trop rares, d'autres n'ont peut-être pas la signification qu'on leur prête (les hétérochromosomes), d'autres encore (relatifs à la taille), démontrent plutôt une corrélation entre la masse nucléaire et celle du cytoplasma, que ce que l'auteur leur fait démontrer.

CHAPITRE III

GÉNÉRALITÉS SUR LA PARTHÉNOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALE

1. Importance de la question. Analogie avec la fécondation; le double rôle du spermatozoïde. — 2. Origine des recherches de parthénogénèse expérimentale. La parthénogénèse accidentelle. — 3. Plan de l'exposé.

1. On connaissait depuis longtemps la parthénogénèse naturelle; l'idée d'une parthénogénèse expérimentale est, au contraire, d'une origine toute récente. Il n'y a guère qu'une trentaine d'années qu'on a obtenu ce mode de reproduction chez des animaux qui, normalement, ne se reproduisent pas sans fécondation, sous l'influence de certains moyens artificiels. C'est de cette parthénogénèse expérimentale que nous allons maintenant parler; c'est elle, d'ailleurs, qui constitue le principal sujet de notre travail. Elle n'offre pas un simple intérêt de curiosité, comme si elle était un produit bizarre de l'ingéniosité de l'esprit humain. La parthénogénèse expérimentale est une des manifestations les plus probantes de la puissance des facteurs extérieurs dans le développement d'un être, et un des chapitres les plus importants de ces

études qui tendent à faire la part de plus en plus grande dans les phénomènes biologiques aux processus physico-chimiques. La parthénogénèse expérimentale prend place aussi au premier rang parmi les études capables de jeter une certaine lumière sur le problème de la fécondation, car en essayant de remplacer l'action du spermatozoïde par un moyen artificiel : un agent physique, chimique ou mécanique, on peut arriver à comprendre par analogie comment agit le spermatozoïde lui-même.

Il est bien évident, d'ailleurs, que cette substitution d'un agent différent au spermatozoïde ne peut jamais être que partielle. L'action du spermatozoïde peut être considérée comme double : il produit, d'une part, une excitation qui pousse l'œuf à entrer en segmentation, et il transmet, d'autre part, au descendant les caractères paternels. Cette dernière fonction, naturellement, ne pourra jamais être remplie par aucun agent physique ou chimique et on ne peut songer à remplacer le spermatozoïde que dans la première de ses fonctions : celle qui consiste à produire l'excitation qui déclanche le développement.

2. Les premières recherches qui ont abouti à constater la possibilité d'une parthénogénèse obtenue expérimentalement ont eu un point de départ double : d'un côté, l'étude de la parthénogénèse naturelle, de l'autre celle du phénomène de la fécondation et des différents facteurs extérieurs qui peuvent l'influencer.

Parmi les animaux où la parthénogénèse n'existe pas naturellement, il en est un certain nombre où elle peut se présenter quelquefois spontanément, sous l'influence des causes naturelles qui nous sont inconnues. C'est ainsi qu'on a vu depuis longtemps les pontes de *Bombyx mori* (ver à soie) renfermer un faible pourcentage d'œufs capables de se développer parthénogénétiquement. Ce développement peut atteindre des degrés très divers, tantôt s'arrêtant aux premiers stades de la segmentation, tantôt donnant des chenilles et même des insectes parfaits. Ce fait, signalé pour la première fois en 1838 par Hérold et depuis confirmé par plusieurs savants, surtout par Siebold, a été l'origine des premières recherches sur la parthénogénèse expérimentale.

De même, chez l'Etoile de mer, il arrive quelquefois qu'un certain nombre d'œufs commencent à se développer spontanément, sans fécondation.

Chez ces animaux, et chez quelques autres encore, comme l'*Amphitrite*, ver chez lequel Lœb a constaté la même tendance, il suffit d'une influence extérieure très légère (changement de température, secousse) pour que l'œuf entre en segmentation. Nous avons là comme un intermédiaire entre la parthénogénèse naturelle normale et la parthénogénèse provoquée expérimentalement.

3. Les méthodes les plus diverses ont été employées pour pousser au développement parthénogénétique des œufs qui, dans la nature, ne se

développent qu'à la suite de la fécondation. Pour exposer les recherches faites, il nous a semblé le plus utile de les classer précisément d'après les catégories des agents auxquels on a fait appel, car dans cette question où il y a eu des oscillations si marquées et où chacun des chercheurs a suivi sa voie sans beaucoup tenir compte de celles des autres, l'ordre chronologique nous entraînerait à des répétitions fastidieuses. D'ailleurs, il n'est pas entièrement sacrifié et se retrouve dans les diverses rubriques.

CHAPITRE IV

QUELQUES NOTIONS SOMMAIRES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES ÉCHINODERMES ET DE LA GRENOUILLE

1. Développement des Echinodermes. — *a*. Développement de l'Oursin. — *b*. Développement de l'Étoile de mer. — 2. Développement de la Grenouille.

Cet ouvrage étant destiné à un public non spécialisé aussi bien qu'aux biologistes de profession, nous avons jugé utile de donner quelques indications et des figures relativement au développement et aux formes larvaires des animaux sur lesquels ont le plus souvent porté les expériences. Les biologistes n'auront qu'à le laisser de côté, tandis que les autres seront peut-être heureux de n'avoir pas à recourir à des ouvrages spéciaux pour comprendre la signification de termes qu'ils rencontreront à chaque pas, dans les pages suivantes : segmentation, blastula, gastrula, pluteus, bipinnaria, brachiolaria, etc.

Nous ne parlerons que de l'Oursin, de l'Astérie et de la Grenouille, les autres formes étant trop rarement mentionnées pour qu'il soit utile de les

signaler. Nous nous bornerons, d'ailleurs, même pour les premières, à des généralités extrêmement élémentaires.

1. **Développement des Échinodermes.** — Comme chez la très grande majorité des Métazoaires (animaux composés de plus d'une cellule), l'œuf, chez les Échinodermes, se segmente, après la fécondation, en deux, puis quatre, puis huit, etc. cellules (blastomères) qui restent accolées les unes aux autres et finissent par former une sphère pleine que l'on a, en raison de son aspect, comparée à une mûre et qui a reçu le nom de *morula*. Peu à peu, les cellules qui la constituent s'écartent les unes des autres, et il se forme à l'intérieur de la sphère une cavité ; à ce stade, elle prend le nom de *blastula*. La transformation suivante de cet embryon consiste en ceci : il se forme à la surface de la blastula un enfoncement qui s'accroît jusqu'à ce que son fond arrive en contact avec la paroi opposée de la sphère. Le tout prend alors l'aspect d'un sac à paroi double ; on lui donne sous cette forme le nom de *gastrula*. L'orifice de l'invagination se resserre et prend le nom de *blastopore*.

Des deux couches qui forment les parois de la gastrula, l'une, l'externe, forme l'*ectoderme*, l'autre, l'interne, l'*endoderme*. L'ectoderme fournira, par la suite, tous les téguments extérieurs du corps et le système nerveux ; l'endoderme, l'appareil intestinal et toutes les glandes qui en dépendent. Entre ces deux couches ou *feuillets* de l'embryon, appa-

raît ensuite une troisième, le *mésoderme*, qui fournira le système musculaire, le sang, les organes excréteurs et génitaux et, d'une manière générale,

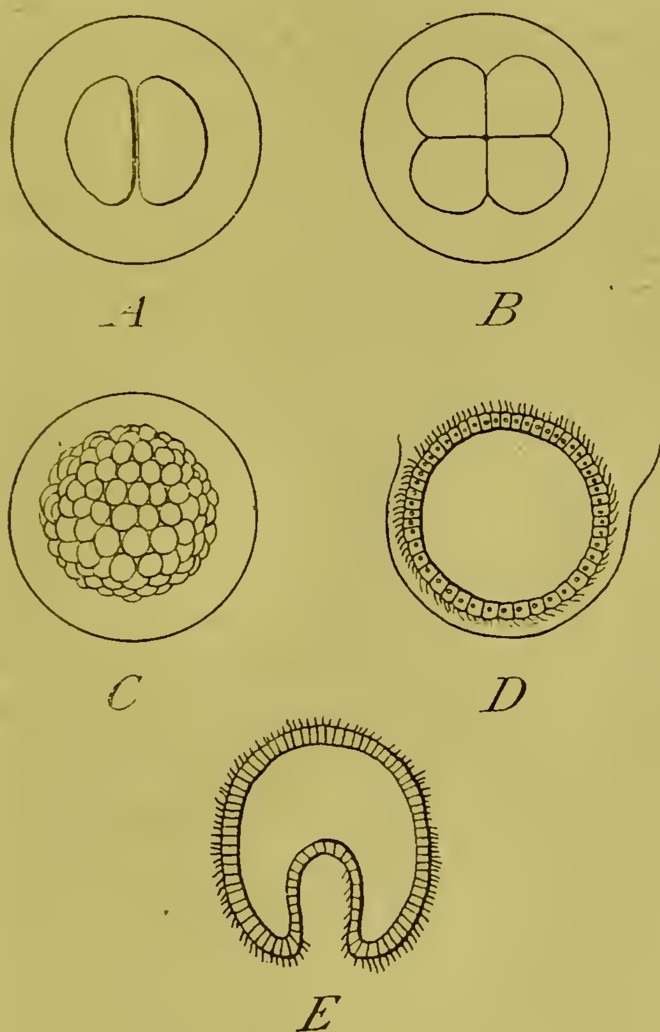


Fig. 11. — *Schéma des premiers stades du développement de l'œuf d'Échinodermes* (d'après Delage et Hérouard).

A, division de l'œuf en deux blastomères; B, division en quatre blastomères; C, blastula : D, coupe de la blastula au moment de l'éclosion; E, gastrula.

tout ce qui est interposé entre l'ectoderme et l'endoderme.

Voyons maintenant comment se poursuit le déve-

loppement chez les animaux qui nous occupent spécialement : l'Oursin et l'Etoile de mer.

a) *Développement de l'Oursin.* — La larve sort de l'œuf au stade de blastula; elle est à ce moment couverte de cils et nage en tournant dans l'eau. Elle se transforme ensuite en gastrula, de forme ovoïde, qui se déplace, la grosse extrémité en avant; le blastopore se trouve à l'extrémité la plus pointue. La bouche se perce sur un des côtés de la larve, qui devient ainsi la face ventrale; le blastopore constitue l'anus. Avant même que la bouche ne se soit creusée, il se développe autour de son futur emplacement une couronne circulaire de cils, puis des prolongements latéraux, les futurs bras.

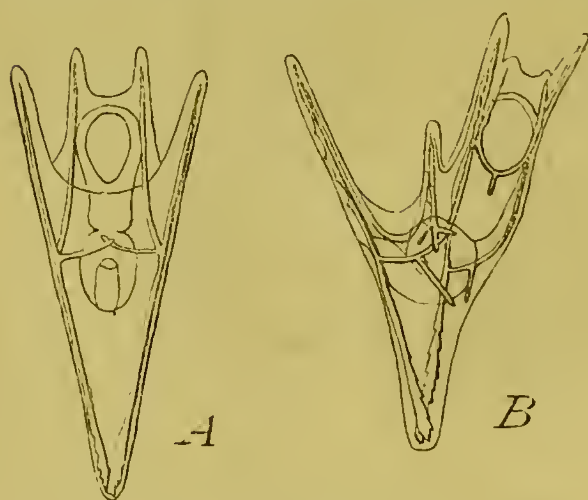


FIG. 12. — *Pluteus d'Oursin* (*Strongylocentrotus lividus*) (d'après J. Müller). A, vu de face; B, vu de trois quarts.

La forme générale du corps devient allongée, pyramidale, les bras, au nombre de quatre, s'étirent de plus en plus; des baguettes squelettiques calcaires y apparaissent, s'anastomosant entre elles à la base des bras. La larve présente l'aspect général d'une petite tour Eiffel. A ce stade, elle prend le nom de *Pluteus*, et peut rester ainsi pendant assez longtemps : de deux à plusieurs semaines.

La métamorphose commence par la formation, sur le côté gauche du corps et à la base d'un des bras, d'une invagination qui se ferme de plus en plus et finit par se transformer en une vésicule

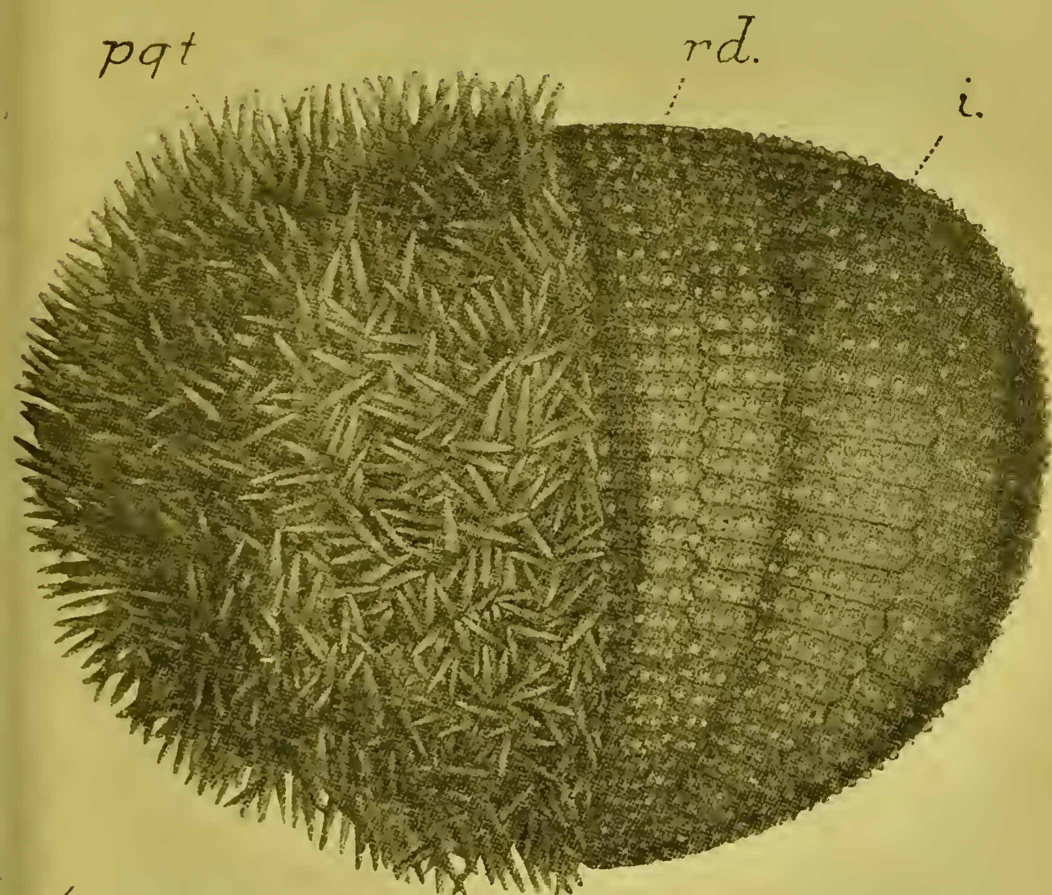


Fig. 13. — *Oursin adulte* (d'après Delage et Hérouard).
La moitié droite est représentée sans piquants ; *rd*, radius (côtes méridiennes); *i*, interradius ; *pqt*, piquants.

interne. C'est dans la paroi interne de cette vésicule que se creuse la bouche et se forme l'œsophage du futur Oursin; cet œsophage se met en rapport avec l'estomac du pluteus, tandis que la bouche, l'œsophage et l'intestin de celui-ci se

détruisent, ainsi que les bras et d'autres organes larvaires encore.

Lorsque le jeune Oursin est formé, il tombe au fond et, au lieu de nager dans l'eau, se met à ramper sur sa face buccale à l'aide de petits tentacules terminés par une ventouse, qu'on appelle *pieds ambulacraires*. Il ne lui reste plus alors qu'à grandir et à modifier les proportions relatives des différentes parties de son corps. Extérieurement, le changement le plus saillant consiste en ce que, le corps grandissant, les pieds ambulacraires paraîtront de plus en plus petits et, d'organes très proéminents, deviendront de petits appendices presque cachés par les piquants.

L'animal se présente alors sous l'aspect d'une pomme épineuse à cinq côtes méridiennes portant les pieds ambulacraires, marchant sur la face inférieure aplatie, au centre de laquelle se trouve la bouche, tandis que l'anus est au pôle opposé.

b) *Développement de l'Astérie.* — Chez l'Astérie, le développement se poursuit de la même façon usqu'au moment où les bras se forment. A partir de ce stade, on trouve deux types de larves : la *Bipinnaria* et la *Brachiolaria;* toutes les deux mènent la vie pélagique. Certaines Astéries passent par le type *Bipinnaria* seulement, chez d'autres, la *Bipinnaria* se transforme par la suite en *Brachiolaria*. Chez la *Bipinnaria*, les bras, très saillants, sont au nombre de douze, chacun creusé d'une gouttière. La *Brachiolaria* n'en diffère que par la présence de trois bras de plus, de forme spéciale :

ces bras portent, au lieu de cils, des papilles adhésives et, entre leurs bases, une ventouse ciliée. A l'aide de cet appareil, la larve peut se fixer, d'abord temporairement, ensuite d'une façon permanente[1].

Lorsque la période larvaire prend fin et la métamorphose commence, la bouche, l'œsophage et l'anus larvaire s'atrophient et les organes correspondant se forment *de novo*.

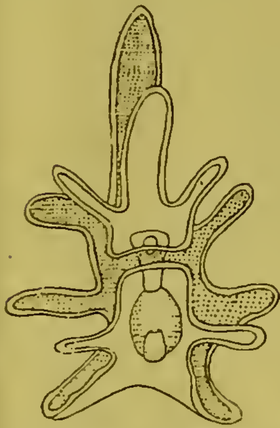


Fig. 14. — *Bipinnaria elegans* (d'après Ludwig).

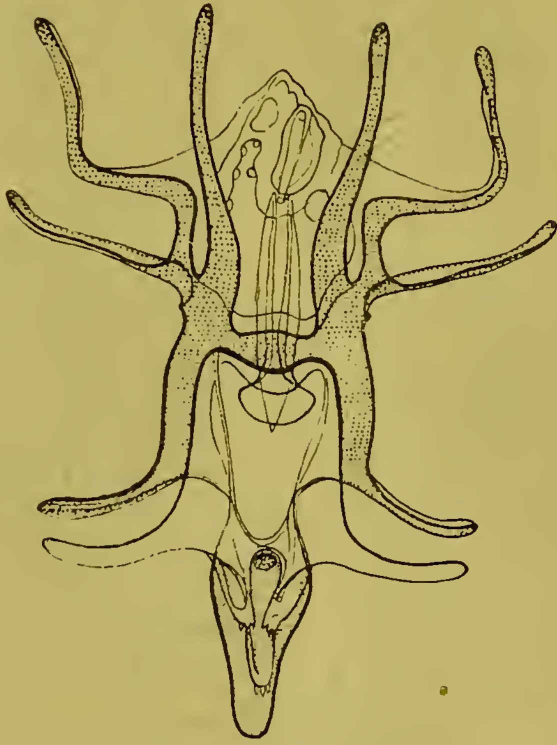


Fig. 15 — *Brachiolaria d'Asterocanthion pallidus* (d'après A. Agassiz).

Autour de la bouche, au centre du côté gauche de la larve, se forment cinq lobes, qui seront les tentacules terminaux de l'adulte. D'autre part, sur la circonférence du corps, sur sa face dorsale, pous-

1. Il existe une espèce, l'*Asterina*, où la larve mène toujours une existence fixée.

sent cinq lobes plus grands qui deviendront les bras. Ces deux ébauches de l'Astérie adulte naissent indépendamment l'une de l'autre, mais se raccordent dans la suite. La jeune Astérie résorbe peu à peu le reste de la larve; la forme radiaire apparaît

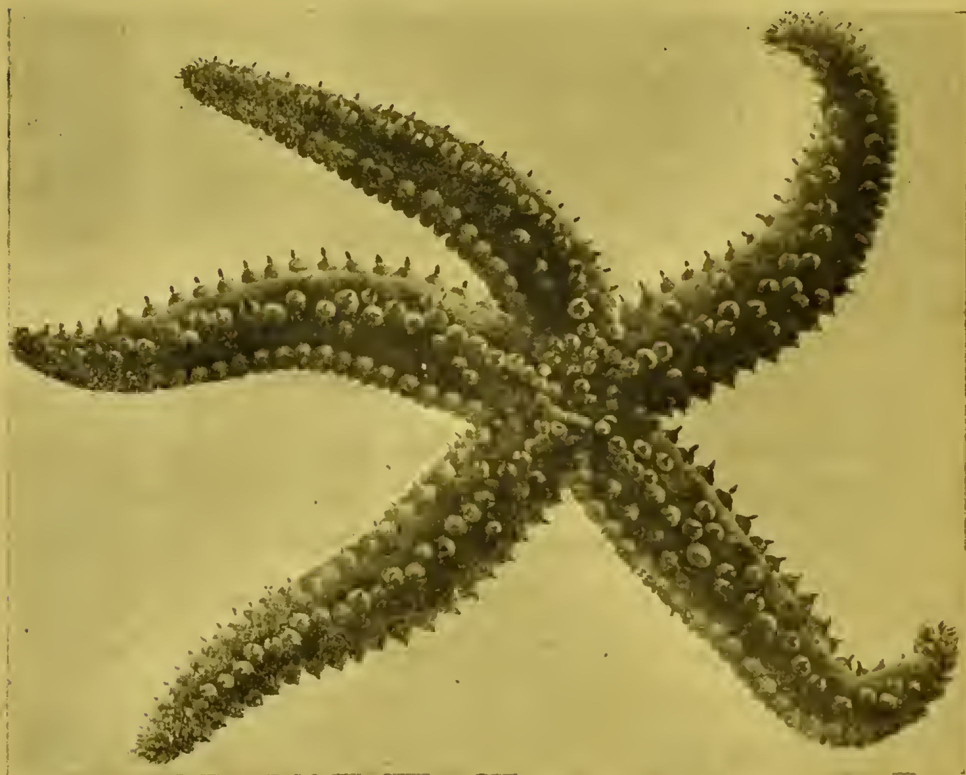


Fig. 16. — *Étoile de mer adulte* (*Asterias glacialis*) (d'après Ludwig).

de plus en plus, les bras s'allongent, avec tous les organes qu'ils contiennent. L'animal présente alors la forme complète de l'adulte, c'est-à-dire celui d'une étoile à cinq branches, se mouvant sur la face inférieure portant au centre la bouche et le long des bras des pieds ambulacraires. L'anus est rudimentaire ou absent.

2. Développement de la Grenouille. — Chez la Grenouille, la segmentation de l'œuf se rapporte à un autre type, non moins répandu que celui des Échinodermes et où les deux premières divisions seules partagent l'œuf et les premiers blastomères en parties égales : la division suivante qui se fait équatorialement (les deux premières ayant eu lieu suivant des plans méridiens perpendiculaires) est plus rapprochée d'un pôle que de l'autre. Il en résulte quatre petites cellules à ce pôle et quatre grosses au pôle opposé. Les divisions suivantes ont lieu de façon à donner à un des pôles une calotte de petites cellules, tandis qu'à l'autre, restent les cellules plus grosses, la différence s'accentuant de plus en plus.

La cavité de la blastula se forme non pas au milieu de l'amas de cellules de segmentation, mais vers le pôle à petites cellules, les grosses formant une masse beaucoup plus épaisse. L'invagination de la gastrula se fait dans la région des grosses cellules, d'une façon également asymétrique, par conséquent.

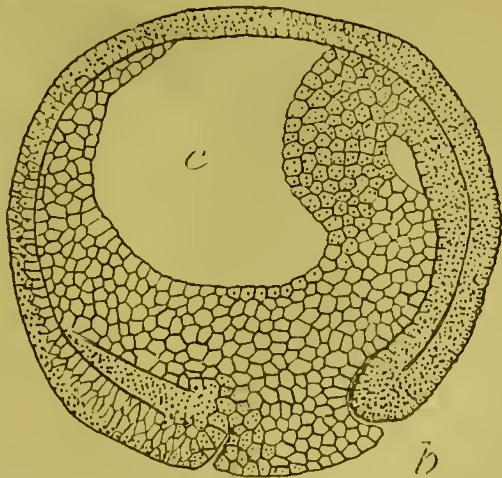


Fig. 17. — *Coupe d'une gastrula de Grenouille* (d'après O. Hertwig).
b, blastopore ; *c*, cavité de segmentation.

Nous ne suivrons pas le développement des différents organes de l'embryon de la Grenouille, et

nous passerons tout de suite à l'éclosion. La larve qui éclôt, à corps allongé, munie d'une queue et de deux petites ventouses, est le *têtard*. Elle est

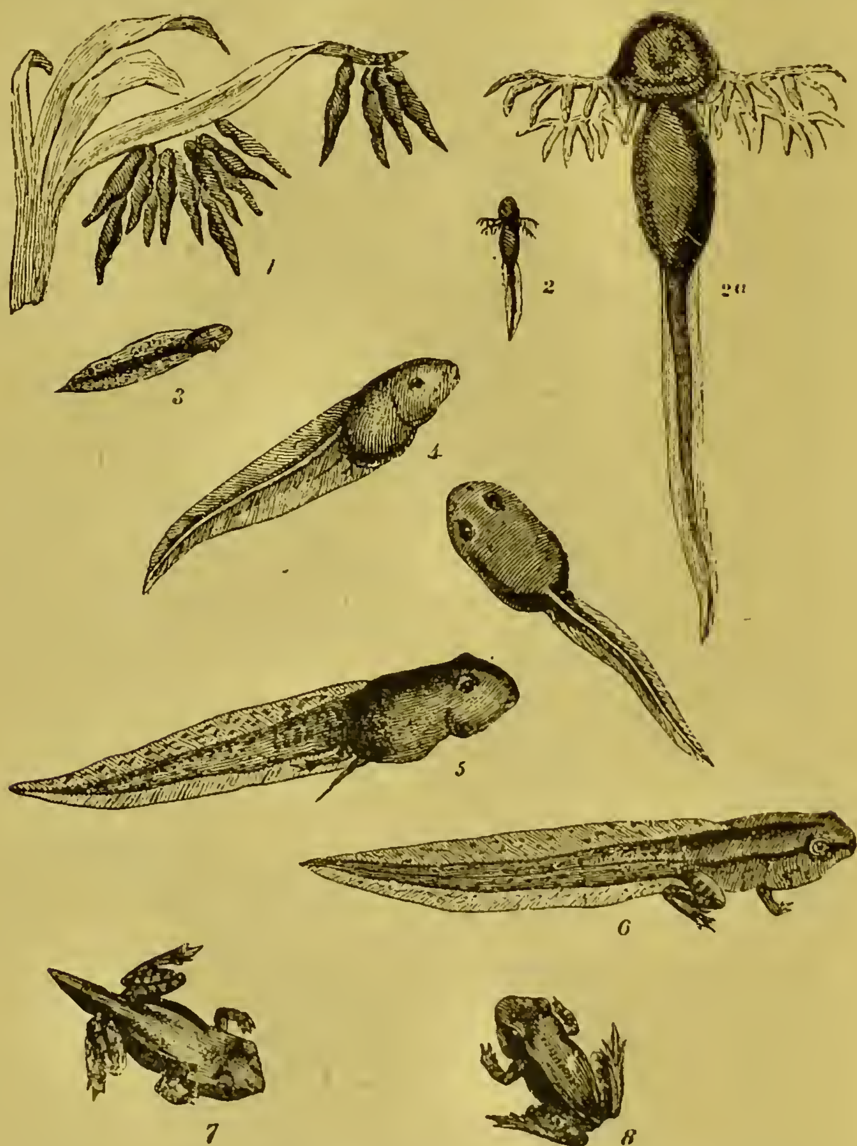


Fig. 18. — *Stades successifs du développement de la Grenouille* (d'après Mivart, emprunté à Parker et Haswell).

dépourvue de membres et vit en nageant dans l'eau, respirant par trois paires de branchies qui se voient extérieurement sur les côtés.

Le temps de l'existence larvaire est fort variable, en rapport avec la température, la quantité de nourriture, etc. Pendant ce temps, le têtard subit des transformations très considérables. Les branchies externes disparaissent et font place à des branchies internes, rappelant celles des poissons et communiquant, comme chez eux, avec l'extérieur, par une fente branchiale de chaque côté du cou, recouverte par un repli de la peau. Ensuite, après une mue, les pattes commencent à se montrer, d'abord la paire antérieure, ensuite la paire postérieure. Le têtard est alors près de sa transformation en jeune Grenouille.

Le plus grand changement qui se produit lors de cette transformation porte sur sa respiration qui, d'aquatique, devient aérienne : les branchies disparaissent et sont remplacées par deux sacs pulmonaires se développant aux dépens des parois du pharynx. Les poumons, d'ailleurs, commencent à se former avant la disparition des branchies; les têtards sont alors capables de respirer par les deux systèmes d'organes et on les voit venir de temps en temps à la surface de l'eau et avaler de l'air. Enfin, la queue s'atrophie peu à peu, et comme en même temps les poumons ont fini par supplanter les branchies, le têtard achève sa transformation en petite Grenouille qui commence à mener une vie terrestre.

DEUXIÈME PARTIE

LES FACTEURS DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALE

CHAPITRE I

FACTEURS MÉCANIQUES

1. La première expérience de parthénogénèse expérimentale : celle de Tichomiroff. Sa confirmation ultérieure. — 2. Expériences de secouage de Mathews. — 3. Expériences de Fischer et de Scott. Rôle de l'excitation mécanique dans les expériences de Delage et de Mac Clendon. — 4. Conclusion générale sur l'efficacité de ces facteurs. Les dernières expériences de Bataillon.

1. Après avoir poussé assez loin les études d'observation pure sur l'ontogénèse de tous les grands groupes d'animaux, les savants se sont senti la curiosité d'aller plus avant et de scruter les forces qui régissent et influencent cette ontogénèse. De là sont nées de nombreuses études d'ordre expérimental, et, parmi elles, celles destinées à faire développer de façon artificielle un œuf vierge incapable de se développer dans les conditions

normales. Nous allons aborder l'exposé de ce qui a été fait dans cet ordre d'idées, en commençant par les agents les plus simples, les agents mécaniques.

Ce sont les actions de cette catégorie qui furent employées dans les premières expériences de parthénogénèse, celles faites par un auteur russe, Tichomiroff, sur le Ver à soie, en 1886. Le développement du Ver à soie a ceci de particulier que l'œuf fécondé s'arrête dans son évolution après avoir formé les premiers feuillets et passe tout l'hiver dans cet état de vie latente, pour reprendre le développement au printemps. Pour accélérer le développement ou pour faire développer les œufs en dehors de leur saison normale, les éleveurs se servent d'un procédé qui consiste à exciter les œufs mécaniquement en les frottant avec un pinceau. Tichomiroff, dans des expériences antérieures, avait voulu voir si d'autres excitations n'agiraient pas de la même manière, que ces excitations soient mécaniques, physiques ou chimiques, et il avait constaté qu'il en était réellement ainsi. Il en avait conclu que la segmentation est la façon propre à l'œuf de répondre à *toute* excitation, comme la contraction est la réaction propre à une cellule musculaire ou nerveuse. — Il pensa alors que peut-être pourrait-on influencer de même un œuf vierge et l'amener à se développer. Après avoir excité mécaniquement des œufs de Ver à soie (en les frottant entre deux morceaux de drap) il remarqua, en effet, qu'un certain

nombre d'entre eux (peu considérable, il est vrai : 6 œufs sur 99) commençaient à se segmenter, ce qui se traduisait par un changement de couleur caractéristique.

Le rôle de l'action mécanique dans ces expériences ne fut, d'ailleurs, pas reconnu sans discussion à cette époque, Nussbaum (1899) ayant objecté que le pourcentage obtenu ne dépassait pas ce qui se rencontre normalement chez le Ver à soie. Tichomiroff reprit ses expériences (1902) et montra que les développements observés étaient bien dus à l'action des réactifs, une relation très nette existant entre la durée d'action de ces réactifs et les résultats obtenus. Il se servit cette fois, comme excitant, de l'acide sulfurique concentré. Les œufs étaient partagés en 5 lots et la durée d'action variait de 15 à 90 secondes; après 15 secondes, 13 °/₀ des œufs se développaient, après 90 secondes ce nombre était de 30 °/₀, et les chiffres intermédiaires parlaient dans le même sens. Dans une autre expérience il compara les œufs traités par H^2SO^4 (pendant 1 minute 1/2) à ceux qui étaient simplement séchés sur du papier buvard, et constata, au bout de 4 jours, les résultats suivants : dans le premier lot, il y avait 45 commencements de développement sur un total de 109 œufs ; dans le second, 2 développements sur 97 œufs.

Les expériences de Tichomiroff furent confirmées par Kellogg (1907) qui, sur les œufs du même insecte, essaya le brossage parmi beaucoup d'autres agents et obtint une augmentation

du pourcentage naturel des développements parthénogénétiques.

Quelques années après le premier travail de Tichomiroff, en 1890, O. Hertwig, au cours d'études sur l'œuf et la fécondation en général, obtint, de même, par un moyen mécanique, le secouage, un commencement de développement (allant jusqu'au blastula) d'un autre animal ayant une tendance à la parthénogénèse, l'Étoile de mer, chez deux espèces, l'*Asterias* et l'*Astropecten*.

Ces auteurs n'ont pas tenté de donner une explication de la façon dont l'action mécanique intervenait, à l'exception de celle, très générale, de Tichomiroff que nous avons indiquée plus haut.

2. Plus tard, en 1901, à un moment où les expériences de parthénogénèse expérimentale, aidées par des procédés plus actifs, étaient déjà plus nombreuses et où on avait déjà fait plusieurs tentatives pour aborder leur explication, un autre savant, A. C. Mathews, eut aussi recours à un procédé mécanique, le secouage. Il opérait avec des œufs d'Astéries qu'il prenait à un moment précis : après la maturation, quand le noyau est déjà reconstitué avec sa membrane. Le secouage incitait les œufs à se développer, et ce développement se poursuivait assez loin, jusqu'au stade larvaire, la Bipinnaria. Mathews voulut en chercher l'explication. Voici comment le secouage agirait, dans l'hypothèse de cet auteur. Le développement de l'œuf commence habituellement lorsque la membrane nu-

cléaire est détruite par l'effet de la fécondation. Le secouage agirait de la même façon, avec cette différence qu'ici la membrane serait rompue en plusieurs points, tandis que dans la fécondation elle n'est détruite qu'en un seul. De là ce fait que, dans la segmentation normale, il y a un seul aster et l'œuf se divise en deux, tandis que dans la segmentation artificiellement provoquée il y a plusieurs asters et l'œuf se segmente à la fois en plusieurs parties. L'auteur se demanda ensuite de quelle façon la disparition de la membrane pouvait amener la segmentation? Cela résulterait, d'après lui, de ce que la pression osmotique diminuerait dans l'œuf comparativement à ce qu'elle est dans le milieu environnant : quand la membrane nucléaire se trouve rompue par le secouage, les substances chimiques, organiques et inorganiques, qui se trouvaient dans le noyau se mélangeraient à celles qui étaient présentes dans le cytoplasma ; il se formerait alors des combinaisons nouvelles, ce qui aurait pour résultat de diminuer le nombre des molécules dans l'œuf et d'abaisser la pression osmotique. Le phénomène serait le même que dans les expériences où l'on provoque la parthénogénèse en plongeant l'œuf dans une solution hypertonique par rapport à lui [1].

Une objection à cette interprétation se présente immédiatement : on ne voit pas pourquoi les nouvelles combinaisons qui se forment dans l'œuf

1. Voir au chapitre où il sera traité de la pression osmotique pour tout ce qui concerne ce facteur.

auraient nécessairement pour effet de *diminuer* le nombre de molécules et non pas l'effet inverse.

Mathews supposa aussi que peut-être la rupture de la membrane nucléaire permet de se séparer du noyau à un centrosome auparavant accolé à sa membrane, et ce centrosome, une fois introduit dans le cytoplasma, y jouerait le rôle de centre énergétique nécessaire pour la division de la cellule.

Quoi qu'il en soit, les expériences de Mathews montrent la sensibilité de certains œufs envers cet agent si simple qu'est le secouage. Tous ceux qui, depuis, ont expérimenté sur les œufs des mêmes animaux ont dû tenir compte de l'intervention possible de ce facteur et prendre les précautions nécessaires pour faire la part éventuelle de cette intervention dans l'explication des phénomènes.

3. L'agitation mécanique fut ensuite expérimentée par M. H. Fischer (1902) sur un Annélide, l'*Amphitrite;* elle se montrait active à condition que les œufs aient séjourné auparavant dans l'eau de mer, et aboutissait, après une segmentation anormale, à la formation de larves trocophores. — Scott (1903) apporta quelques précisions de plus à ces expériences, en indiquant les moments où les œufs d'*Amphitrite* sont le plus sensibles à l'effet de l'agitation : soit 30 à 45 minutes, soit 80 à 100 minutes après leur transport dans l'eau de mer.

Le rôle du secouage fut également noté par Delage (1903), lorsque ce mode d'action fut appli-

qué par lui aux œufs d'Oursins comme traitement préliminaire, destiné à les rendre plus sensibles à l'action de CO^2. Ce secouage avait peut-être pour effet de rompre, ici aussi, la membrane nucléaire, comme dans les expériences de Mathews.

Il faut citer également ici les expériences de J. F. Mac Clendon (1908 et 1909), bien que l'action mécanique ne constitue qu'une partie du procédé employé par lui. Il soumet à la centrifugation des œufs d'*Asterias forbesii*, pris avant leur maturation, dans le but de déplacer le noyau et d'enlever soit le premier fuseau de maturation, soit le premier globule polaire, s'il est déjà formé, et le deuxième fuseau. Cela rend, d'après cet auteur, les œufs plus sensibles à l'action ultérieure de CO^2, destiné à provoquer le développement.

4. On voit que les quelques savants qui expérimentèrent ce mode d'action, l'excitation mécanique, ne purent réussir que sur les œufs d'animaux qui, comme les Astéries et le Ver à soie, ont déjà une certaine tendance au développement parthénogénétique. C'est peut-être pour cette raison que les expériences de cet ordre sont relativement peu nombreuses et le cèdent de beaucoup, par le nombre et l'importance, à celles où il a fallu employer des actions physiques et chimiques plus compliquées pour obtenir le développement d'œufs n'ayant aucune tendance à la parthénogénèse naturelle.

Ce que nous venons de dire paraît être contredit par les expériences récentes de Bataillon, qui obtient des résultats très remarquables par un procédé mécanique très simple, la piqûre, et cela chez un animal n'ayant aucune tendance à la parthénogénèse, la Grenouille. En réalité, cette contradiction n'est qu'apparente, car une observation plus précise des conditions de l'expérience a amené en dernier lieu son auteur à reconnaître que ce qui intervient n'est pas exclusivement une action mécanique. Mais nous ne pouvons pas anticiper ici sur des questions dont la place logique est dans un des chapitres suivants. Si nous mentionnons ici ces expériences, c'est pour prévenir une objection possible à la conclusion que nous avons formulée relativement à l'efficacité de facteurs purement mécaniques.

CHAPITRE II

FACTEURS PHYSIQUES

Lumière, Électricité, Chaleur, Rayons de radium.

1. La première expérience de parthénogénèse dans les conditions artificielles. Sa confirmation ultérieure. — 2. La parthénogénèse électrique de Delage. — 3. Influence de la température (Norman, Lœb, Bataillon, Lillie). — 4. Action du radium.

Tous les agents physiques ont été expérimentés par les embryologistes dans l'étude des conditions du développement de l'œuf fécondé, et presque tous ont été mis en œuvre dans les essais de parthénogénèse artificielle. Certains n'ont donné que peu de résultats ; d'autres, au contraire, se sont montrés très efficaces et ont servi de base à des théories générales, visant l'explication des phénomènes.

1. La première en date des observations de parthénogénèse chez un être qui, normalement, n'est pas parthénogénétique, celle faite par Boursier en 1847, nous parle de l'influence d'un agent physique :

la *lumière*. Une femelle de *Bombyx mori* qui venait de sortir du cocon fut soumise pendant plusieurs heures aux rayons solaires ; reportée dans l'ombre, elle pondit des œufs qui se développèrent parthénogénétiquement. — Beaucoup plus tard, en 1907, Kellogg reprit la même expérience, mais en opérant sur un grand nombre de vers à soie et en calculant le pourcentage des développements parthénogénétiques dans les conditions normales et dans les conditions artificielles ; il constata que l'action des rayons solaires augmentait ce pourcentage.

C'est à ces deux expériences que se bornent jusqu'à présent nos connaissances sur l'action que peut exercer la lumière sur ces phènomènes ; ce facteur n'a été étudié, comme on le voit, que par très peu de savants et sur une seule espèce animale.

2. L'*électricité* non plus n'a pas suggéré d'études nombreuses sur son application à la parthénogénèse. Nous verrons plus loin l'emploi fait par Bataillon, sans succès d'ailleurs, de chocs d'induction pour exciter des œufs de Grenouille à se développer. Comme expériences d'application d'électricité ayant donné des résultats, nous ne pouvons citer que celles faites par Delage en 1908 et 1909, sur les œufs d'Oursin.

Après avoir obtenu des développements parthénogénétiques d'œufs vierges de *Strongylocentrotus* (*Paracentrotus*) *lividus*, par un procédé que nous

exposerons dans un des chapitres suivants, Delage fut amené, par certaines considérations théoriques sur lesquelles nous ne pourrons également nous étendre qu'à ce moment, à penser que les acides et les bases dont il se servait dans ses expériences pouvaient intervenir par les charges électriques

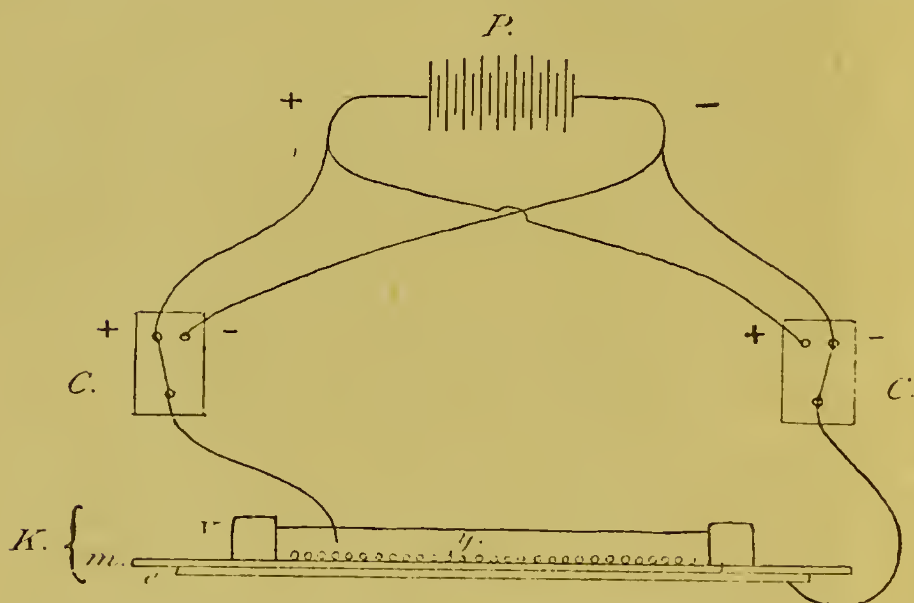


Fig. 19. — *Schéma du dispositif expérimental*; P, Pile électrique; C, C' commutateurs permettant de mettre l'un ou l'autre pôle en rapport avec l'électrolyte ou la lame d'étain; K, condensateur-cuvette, en coupe : *m*, lame de mica qui en forme le fond; *e*, feuille d'étain extrêmement mince; *v*, anneau de verre formant la paroi verticale de la cuvette; *y*, électrolyte formant l'armature supérieure du condensateur. Au fond, les œufs sur une seule couche.

qu'ils transportent et être éventuellement remplacés par lesdites charges, employées dans le même ordre que ces agents chimiques, c'est-à-dire d'abord positives, ensuite négatives. Un condensateur fut construit, formé par une cuvette de verre dont l'armature extérieure était faite d'une lame d'étain et l'armature intérieure était fournie par le liquide

où étaient plongés les œufs. Ce liquide était composé d'eau de mer (20 °/₀), d'une solution de NaCl (40 °/₀) et d'une solution de sucre (40 °/₀) (fig. 19). Les deux armatures étaient chargées au moyen d'une pile fournissant un courant de 15 volts environ. Les œufs étaient soumis d'abord à un bain électrique positif de 30 minutes, ensuite à un bain négatif de 1 h. 1/4. Reportés dans l'eau de mer ordinaire, ils donnaient, une vingtaine d'heures après, des larves peu nombreuses il est vrai et à la suite de segmentations irrégulières ; un certain nombre de ces larves purent cependant atteindre le stade de pluteus.

L'interprétation de ces résultats fut fort difficile. Delage avait pensé d'abord que les charges électriques agissaient directement, en produisant des coagulations et des liquéfactions dans le protoplasma de l'œuf [1]. Ensuite, après des vérifications très minutieuses, il arriva à reconnaître que le condensateur laissait passer un très faible courant et que, par conséquent, le résultat pouvait être dû à l'électrolyse de la solution décomposée en acide et alcali ; l'action aurait été alors une action chimique de ces substances et non une action électrique. De nouvelles expériences montrèrent, en effet, que l'électrolyse intervenait bien et que, de plus, il y avait là une action sur les œufs du chlorure de zinc ou de cuivre, qui se formait en petite quantité aux dépens des électrodes apportant la charge au condensateur.

1. Voir IIIe partie, ch. IV.

L'idée des charges électriques apparaît dans d'autres travaux de Delage, et aussi dans ceux de Lœb, mais elle se rattache à des expériences dans lesquelles on fait agir non pas l'électricité elle-même, mais d'autres facteurs (charges électriques des ions). C'est pourquoi nous devons en reporter l'examen à un autre chapitre, d'autant plus que la question se complique de considérations théoriques physico-chimiques dont nous devons faire au préalable l'exposé[1].

3. Une place importante appartient dans l'étude de la parthénogénèse expérimentale à l'influence de la *température*, considérée soit seule, soit en combinaison avec d'autres facteurs, généralement chimiques. D'ailleurs, dans toutes les expériences, quelles qu'elles soient, les expérimentateurs ont toujours été obligés de tenir compte de ce facteur : il y a toujours un optimum de température et des limites maxima et minima au delà desquelles on ne peut plus obtenir de résultats.

Norman le premier constata, en 1896, qu'une élévation de température provoquait des commencements de segmentation chez les œufs non fécondés de deux poissons : le *Ctenolabrus* et le *Fundulus*. Quelques années plus tard, en 1900, Mathews employa la chaleur parmi les autres agents capables de produire une liquéfaction du protoplasma (éther, alcool, chloroforme) ; il expérimenta sur les œufs d'un oursin, l'*Arbacia*, et put constater

1. Voir ch. VI et VII.

des divisions du noyau. L'année suivante (1901), Delage obtint des développements d'œufs vierges d'Astéries en blastules par l'action de différents facteurs, surtout chimiques, mais en outre par un échauffement artificiel allant de 20 à 35° [1].

Lœb (en 1902), au cours d'expériences ayant pour but d'indiquer les précautions à prendre et les sources d'erreurs à viser dans l'étude de la parthénogénèse, étudia les variations introduites dans ces expériences par l'influence de la température.

Un peu plus tard (1902, 1904, 1906) la chaleur fut, de même, expérimentée par Bataillon, également en combinaison avec d'autres facteurs, pour l'étude de la parthénogénèse chez la Grenouille. Il faisait succéder à l'échauffement (à 30 et même 55°) le refroidissement brusque, ou bien encore, sans avoir élevé au préalable la température, provoquait un refroidissement allant jusqu'à — 2°, puis reportait les œufs à la température normale (16° environ). Il interprétait l'action produite en supposant que le froid amenait l'œuf à se contracter et à expulser de l'eau ; cette déshydratation marquerait le début de l'activité de l'œuf [2].

1. Les mêmes expériences, et avec les mêmes résultats, furent répétées en 1903 par Schücking.

2. Un autre auteur, T. H. Morgan, expérimenta, en 1900, l'action du froid allant jusqu'à la congélation de l'eau sur les œufs d'*Arbacia* et de *Chætopterus;* il observa quelques segmentations. — Greeley (1902) soumettait à un abaissement de température à 4° — 7° des œufs vierges d'*Asterias* et obtenait, de même, des segmentations.

Kellogg, dont nous avons cité plus haut les expériences

Ce sont également les variations de température qui interviennent dans les expériences de deux auteurs sceptiques, Viguier (1902) et Ottollenghi (1903), qui ont bien vu des développements parthénogénétiques se produire dans les œufs d'Échinodermes, mais les ont attribués à une parthénogénèse naturelle existant, d'après eux, chez ces animaux.

Dans la plupart des expériences que nous avons passées en revue, les variations de température étaient employées concurremment avec d'autres facteurs ; les recherches spécialement consacrées à son action sont relativement rares. Parmi elles, il faut surtout noter celles de R. S. Lillie (1908). En portant des œufs d'Astérie à une température variant de 35 à 40°, il obtint la formation d'une membrane de fécondation ; une température plus élevée (45°) ne produit pas cet effet. Le développement peut se poursuivre jusqu'aux stades très différents, depuis une segmentation incomplète jusqu'aux blastules normales. Lillie explique ces résultats en supposant que la chaleur divise les éléments solides des colloïdes qui constituent la substance de l'œuf ; elle multiplierait ainsi leurs surfaces de contact avec le milieu extérieur et les rendrait plus sensibles à l'action de ce dernier.

4. Avant de passer au phénomène physique qui a été le plus complètement étudié comme agent de

sur les vers à soie, essaya, au cours de ces expériences, l'action de la chaleur à côté d'autres facteurs (brossage, air sec, acides) et constata qu'elle aussi augmentait le pourcentage des développements parthénogénétiques.

la parthénogénèse expérimentale, c'est-à-dire à la pression osmotique, nous devons signaler, pour épuiser la liste des facteurs physiques employés, une expérience isolée de Bohn (1903) qui expérimenta l'influence des *rayons de radium* sur le développement des œufs vierges de *Strongylocentrotus* et constata 2 à 4 °/₀ de cas de segmentation allant jusqu'au demi-morula.

CHAPITRE III

FACTEURS PHYSIQUES (*Suite*)

Pression osmotique au point de vue physique. Propriétés des solutions.

Nous arrivons maintenant à un autre facteur de nature physico-chimique, la pression osmotique. Ce facteur a une telle importance que nous croyons devoir lui consacrer un chapitre spécial. Mais tandis que pour les facteurs mécaniques et physiques précédents aucune explication n'était nécessaire pour faire comprendre leur nature, ici il n'est peut-être pas inutile d'entrer dans quelques développements sur la signification vraie de ce facteur nouveau. Cela nous entraîne à écrire un chapitre de physico-chimie pure, en abandonnant momentanément le sujet principal de l'ouvrage,

la parthénogénèse. Nous espérons que le lecteur voudra bien excuser cette dérogation aux habitudes ordinaires des ouvrages de biologie et que, finalement, il nous saura gré de n'avoir pas passé sous silence des questions indispensables à une compréhension complète des phénomènes et dont il n'a peut-être pas ailleurs l'exposé sous la main.

Nous croyons que, pour donner de la pression osmotique une idée parfaitement claire, il ne faut pas la considérer séparée des autres phénomènes physiques dépendant de la même cause générale, et cela va nous entraîner à dire quelques mots de la tonométrie, de l'ébullioscopie et de la cryoscopie, avant de passer à l'osmométrie, qui est la science de la pression osmotique.

Pour comprendre le mode d'action de ce facteur si important pour les expériences de parthénogénèse, il faut commencer par parler des propriétés des solutions au sein desquelles il s'exerce [1].

Abstraction faite des propriétés optiques, qui ne nous intéressent pas ici, les propriétés des solutions semblent résulter d'abord d'une *attraction* entre la substance dissoute et l'eau, puis d'une *influence spéciale* de l'eau sur le corps dissous.

L'attraction produit quatre effets principaux :

1. Pour ce chapitre, ainsi que pour les autres chapitres de physico-chimie contenus dans ce volume, nous avons fait de larges emprunts à l'article de Yves Delage : *La parthénogénèse expérimentale et les propriétés des solutions électrolytiques*, publié dans la « Rivista di Scienza » (1907), 1re année, vol. II, n° III.

1° Une dépression de la tension de vapeur de la solution;

2° Une élévation de son point d'ébullition;

3° Un abaissement de son point de congélation;

4° L'établissement d'une pression osmotique.

L'action spéciale, qui ne s'exerce que sur certaines catégories de substances, consiste dans l'*ionisation* qui :

1° Modifie en grandeur tous les effets ci-dessus;

2° Révèle l'existence de charges électriques inhérentes aux particules ionisées et détermine un phénomène nouveau, la conductivité électrique.

Nous allons passer en revue ces différents phénomènes, en faisant remarquer qu'il ne sera question dans ce chapitre que des substances non ionisables, où les premiers effets seuls se produisent, les deux derniers n'appartenant qu'aux substances ionisables dont il sera question dans le chapitre VI. Les substances non ionisables sont des substances organiques sans fonction acide ou basique bien marquée, telles que les sucres, la dextrine, l'alcool, l'urée, l'asparagine, le glycocolle, etc., etc. Nous prendrons la solution de sucre comme exemple typique.

1° *Dépression de la tension de vapeur. Tonométrie.* — A toute température, l'eau émet des vapeurs dont on peut mesurer la tension au moyen d'un manomètre approprié. A chaque degré de température correspond une tension donnée, fixe. Il en est de même pour la solution de sucre, pour une même température; mais, la tension est tou-

jours moindre que pour l'eau pure; il y a donc dépression de la tension de vapeur. Il semble que cette attraction que nous avons supposée entre l'eau et la substance dissoute se traduise par une rétention, comme s'il y avait une résistance supplémentaire à vaincre pour séparer l'eau du sucre, en sorte que, pour effectuer la même séparation, il faille une température plus élevée.

a) Quand on compare, à une même température, les tensions de vapeur de l'eau pure f et de la solution f', on trouve : $\frac{f'}{f} = \text{const.}$, que l'on peut écrire $1 - \frac{f'}{f} = \varphi$, d'où $\frac{f - f'}{f} = \varphi$. On voit par là que φ, rapport de la dépression de la tension de vapeur à la tension de vapeur de l'eau à la même température, est indépendant de la température. Si, à la température où $f = 10^{mm}$, pour une certaine solution, $f' = 9^{mm}$, φ vaudra $\frac{10 - 9}{10} = 0{,}1$, et restera tel à toute température pour cette solution, en sorte qu'à la température où la tension de l'eau sera 20^{mm}, on sait d'avance que la tension de la solution sera 18^{mm}.

b) Si on fait varier la concentration de la solution, on constate une variation de φ qui est proportionnelle : si pour une solution contenant 100 gr. de sucre, $\varphi = 0{,}03$, pour un même volume de solution contenant 200 gr. de sucre, $\varphi = 0{,}06$. Si l'on appelle c la concentration, c'est-à-dire le nombre de grammes de la substance par

litre d'eau, on a : $\varphi = kc$: c'est la Loi de Wülner.

c) Mais si on passe du sucre à une autre substance de la même catégorie, on voit que à des concentrations égales correspondent des valeurs de φ très différentes. Ainsi, un litre de solution contenant 100 grammes d'urée a un φ beaucoup plus grand qu'un litre contenant 100 gr. de sucre.

Il semble, au premier abord, n'y avoir aucune relation simple entre les φ des diverses substances.

Raoult en a trouvé une très remarquable : Si l'on prend pour unité de poids de chaque substance son poids moléculaire, les valeurs de φ deviennent égales pour toutes les substances à concentration égale. Les concentrations ainsi mesurées se nomment *concentrations moléculaires*.

On sait que les poids moléculaires s'obtiennent en faisant la somme des poids des atomes constituant la molécule. Ainsi, on a :

Pour la saccharose		$C^{12}H^{22}O^{11}$	$= 342$
»	le glucose	$C^6H^{12}O^6$	$= 180$
»	la mannite	$C^6H^{14}O^6$	$= 182$
»	l'urée	$CO(AzH^2)^2$	$= 60$.

Ces poids moléculaires sont les poids des molécules exprimés en une unité de poids extrêmement faible et inconnue ; et, quand on les exprime en grammes, on peut dire qu'ils sont un certain multiple très grand et inconnu du poids vrai de la molécule. On peut donc, sous cette réserve, considérer les poids moléculaires exprimés en grammes comme représentant le poids d'une molécule et

dire que la molécule de sucre pèse 342 gr., celle de glucose 180 gr., celle d'urée 60 gr. Pour introduire cette réserve dans le vocable, on dit alors la *molécule-gramme*. On voit aussi par quelle extension de ce légitime abus de langage on peut dire qu'une solution d'urée contenant 30 gr. ou 20 gr. de cette substance contient $^1/_2$ molécule ou $^1/_3$ de molécule. Exprimés en unités de poids moléculaire, les poids des diverses substances dénombrent leurs molécules. On est convenu d'appeler *solution normale* celle qui contient une molécule par litre de solution; les expressions *bi-normale*, *déci-normale*, *centi-normale* se comprennent d'elles-mêmes: on les écrit : $2n$, $n/_{10}$, $n/_{100}$ et l'on peut exprimer toutes les variations de la concentration au moyen d'un rapport convenable : $\frac{2n}{5}, \frac{3n}{8}$ etc. Les solutions contenant par un litre un même nombre de molécules sont dites équimoléculaires.

La loi de Raoult indique que les solutions équimoléculaires produisent, à une même température, une dépression $f - f'$ égale, quelle que soit la substance dissoute; et que, quelle que soit la température, le rapport φ est le même pour toutes. Plus généralement, on peut dire que le rapport φ est proportionnel à la concentration moléculaire m et écrire, k étant un nombre constant :

$$\varphi = km.$$

Raoult a déterminé la valeur de la constante k en montrant que, si l'on appelle m le nombre de

molécules-grammes dissoutes et N le nombre de molécules-grammes du solvant, ici l'eau, on a :

$$\frac{m}{N} = \varphi = km$$

d'où

$$k = \frac{1}{N}.$$

Dans les solutions diluées, l'eau formant la presque totalité de la solution, on peut admettre que son poids est 1000 gr., son poids moléculaire étant 18,

$$N = \frac{1000}{18} \text{ et } \frac{1}{N} = \frac{18}{1000} = 0{,}018.$$

Le nombre fourni par l'expérience et par une autre théorie est peu différent : 0,0185. Naturellement, ce nombre varie avec la nature du solvant ; mais, dans tout cet article, nous laisserons de côté tous les solvants autres que l'eau, parce qu'ils n'ont qu'un intérêt insignifiant en biologie.

En résumé, la formule générale est :

$$\varphi = 0{,}0185\, m$$

φ étant exprimé en degrés et m en molécules-grammes.

2° *Élévation du point d'ébullition. Ebullioscopie.* — L'ébullition n'est qu'un cas particulier de l'évaporation. A 100°, l'eau bout parce que $f = 760$, mais la solution ne bout pas encore parce que $f' < f < 760$. Pour arriver à $f' = 760$, il faut élever la température d'un certain nombre de degrés θ au-dessus de 100°.

θ est proportionnel à m. Van t'Hoff a établi, en

outre, par les lois de la thermodynamique, qu'il est proportionnel au carré de la température absolue d'ébullition T du solvant pur et inversement proportionnel à la chaleur latente de vaporisation L du même solvant. On a donc

$\theta = \frac{kT_0^2 m}{L}$. Ici : $T = 273 + 100 = 373$[1], $L = 536{,}35$.

Le coefficient k est égal à $\frac{R}{NM}$, R étant la constante des gaz, égale ici, avec les unités adoptées, à 2 (en réalité un peu moins, mais la différence est négligeable), N le nombre de molécules du solvant[2] et M le poids moléculaire de ce dernier. Le produit NM est donc le poids du solvant, ici 1000 gr., en sorte que $k = \frac{2}{55{,}55 + 18} = \frac{2}{1000} = 0{,}002$. La formule dans ce cas devient donc :

$$\theta = \frac{0{,}002\, T_0^2 m}{536{,}35} = \frac{0{,}002 \times 373^2 m}{536{,}35} = 0{,}52 m$$

θ étant exprimé en degrés et m en molécules-grammes. θ, comme φ, est donc uniquement dépendant de m et lui est proportionnel.

3° *Abaissement du point de congélation. Cryosco-*

1. On sait que —273 est la température du *zéro absolu*. Le *zéro absolu* est la température à laquelle un gaz perdrait, en se contractant, tout son volume : la diminution du volume d'un gaz étant de 1/273e pour 1°, à —273°, il y aurait contraction totale si la loi restait vraie jusqu'à la limite.

2. Pour l'eau, ce nombre est de $\frac{1000}{18} = 55{,}55$.

pie. — Cette attraction entre les molécules dissoutes et l'eau, qui retarde l'évaporation et l'ébullition, fait que l'eau est encore retenue par les molécules à la température où elle devrait s'en séparer pour se congeler. L'eau gèle à 0° ; la solution gèle à une température inférieure à 0° d'un certain nombre de degrés Δ.

Nous retrouvons ici les mêmes lois que pour la tonométrie. $\Delta = kc$, pour une même substance. c varie avec les diverses substances (loi de Blagden) ; mais si à c, concentration en grammes, on substitue la concentration moléculaire m, on a $\Delta = Km$, m étant indépendant de la nature du corps dissous.

Par les lois de la thermodynamique, Van t'Hoff a établi la formule générale $\Delta = \frac{RT_\Delta{}^2 m}{\rho MN}$ qui nous permet de calculer le coefficient ci-dessus : $K = \frac{RT^2}{\rho MN}$, dans l'expression duquel on retrouve le même facteur $\frac{R}{MN} = 0{,}002$ que pour le calcul de θ (voir plus haut) et, en plus $T_\Delta =$ température absolue de congélation du solvant, ici 273°, et $\rho =$ chaleur latente de fusion du même, ici 79 calories.

On a donc :

$$\Delta = \frac{RT_\Delta{}^2 m}{\rho MN} = \frac{2 \times 273^2 \times m}{79 \times 18 \times 55{,}55}$$

$$= \frac{0{,}002 \times 273^2 m}{79} = 1{,}85m.$$

m étant exprimé en molécules-grammes par litre, Δ se trouve exprimé en degrés.

On pourrait être frappé de la simplicité de la relation entre $\varphi = 0,0185$ et $\Delta = 1,85$, qui ne diffèrent que par la position de la virgule. Mais d'abord, si l'on prend les nombres rigoureux, le rapport n'est pas exactement 100. En outre, c'est pur hasard s'il en est ainsi, ce rapport étant donné par l'expression $\frac{RT^2}{\rho M}$. Il n'y a donc pas à chercher les raisons profondes de la simplicité du rapport $\Delta = 100\varphi$. Si le multiplicateur 100 nous paraît simple, c'est par suite du système décimal, système conventionnel qui n'a rien de commun avec les lois de la physique.

4° *Pression osmotique. Osmose.* — Cette attraction entre l'eau et les molécules dissoutes s'est traduite jusqu'ici par une rétention de l'eau. Elle va maintenant se manifester par un déplacement de l'eau libre du voisinage vers la solution. Si mince que soit une cloison imperméable, elle ne laisse pas cette attraction se manifester. Il faut pour cela le contact : si le contact entre la solution et l'eau pure est immédiat, il y a un mélange par *diffusion ;* s'il a lieu par l'intermédiaire d'une membrane poreuse, qui se laisse mouiller, l'eau traverse la membrane et est capable de vaincre une certaine résistance pour pénétrer dans la solution. Cette membrane peut être d'origine organique (vessie, intestin, parchemin) ou inorganique (précipité de ferrocyanure de cuivre dans les

mailles d'un vase de terre poreuse). Deux vases contenant l'un de l'eau pure, l'autre la solution, séparées par une membrane poreuse constituent un *osmomètre*. Dans l'osmomètre, le niveau monte dans le vase contenant la solution, et la différence de niveau représente la résistance vaincue par la force osmotique.

Mais cette différence de niveau ne mesure pas la valeur initiale de la force osmotique, car la solution, en absorbant de l'eau, se dilue, et nous verrons que la force osmotique diminue avec la concentration.

Pour mesurer la force osmotique, on peut presser avec un piston ou d'autre manière, sur la surface libre de la solution. On voit alors que, quand on comprime, de l'eau repasse de la solution dans le vase à eau pure, et quand on décomprime, de l'eau pure repasse dans la solution. A chaque instant la charge du piston mesure la force osmotique de la solution au degré de concentration où elle est à ce moment. Pour avoir la force osmotique initiale de la solution, il faut faire ressortir toute l'eau qui y était entrée. La force osmotique faisant équilibre à une pression vraie peut être considérée elle-même comme une pression, de sens contraire, d'où le nom qui lui a été donné de *pression osmotique*, que l'on figure par le symbole π.

Les lois régissant la valeur π sont parallèles à celles de φ, de θ et de Δ. π est proportionnel, pour une même substance, à la concentration en poids c de la solution ; quelle que soit la substance, il est

proportionnel à la concentration moléculaire m ; il est, enfin, proportionnel à la température absolue $T_\pi = 273 + t$.

Corollaire : A même température, toutes les solutions équimoléculaires ont le même π et sont dites *isotoniques;* les plus concentrées sont dites *hypertoniques* par rapport aux moins concentrées, dites *hypotoniques*. Ces termes n'ont jamais qu'une valeur comparative. Dans l'osmomètre, une solution hypotonique cède de l'eau à une hypertonique jusqu'à ce que les deux solutions soient isotoniques.

La pression osmotique n'a pas une valeur faible. Elle n'est pas de quelques grammes comme φ, θ et Δ étaient de quelques dixièmes de degré. Elle est considérable : pour la solution normale, elle dépasse 22 atmosphères (22,35 à 0°) et serait par conséquent capable de soutenir une colonne d'eau de 230 mètres !

Van t'Hoff a remarqué qu'elle est précisément égale à la pression de vapeur du corps dissous. Si l'on réduit en vapeur une molécule d'alcool, cette vapeur occupe, à la pression ordinaire, litres 22,35 et, si on pouvait, sans la condenser, la comprimer jusqu'à la réduire à 1 litre, elle acquerrait, d'après la loi de Mariotte, atm. 22,35. De même pour les corps non volatils, sucre, urée. Le calcul montre que, à la pression ordinaire, une molécule fournirait litres de vapeur 22,35, qui, réduits à 1 litre, donneraient encore la même pression de atm. 22,35. D'une façon générale, quel que soit le

poids de substance dissoute dans un volume quelconque de solution, sa pression osmotique a la même valeur que la pression qu'aurait, ramenée au même volume, la vapeur produite par la vaporisation du même poids de ce corps à la même température. Les variations de pression dépendant des variations de température sont aussi les mêmes, proportionnelles dans les deux cas à T.

Van t'Hoff a été conduit par cette remarque à penser que le corps dissous était dans l'eau à l'état gazeux.

Il résulte de ce qui précède, ainsi que des lois énoncées plus haut, que la formule générale de la pression osmotique est identique à celle qui régit la pression P des gaz. On a : $\pi = P = \frac{RT}{V}$, où T est la température absolue $= 273 + t$, et R est la constante déjà déterminée pour les gaz $= 0{,}848$ en kilogrammes-mètres et 0,0821 en atmosphères, et V le volume en litres du gaz ou de la solution.

Pour donner à cette formule une forme comparable à celle des précédentes, remarquons que $\frac{1}{V} = m$. En effet, V litres est, dans la formule, le volume contenant 1 molécule; si donc V litre contient 1 molécule, 1 litre contiendra $\frac{1}{V}$ molécules; or m est, par définition, le nombre de molécules contenu dans un litre.

La formule devient alors :

$$\pi = RTm = 0{,}0821\ Tm,$$

π étant évalué en atmosphères et m en nombre de molécules contenues dans un litre de solution. On remarquera que, dans les conditions physiologiques les plus extrêmes, t ne varie guère que de 0 à + 40°, et T de 273 à 313, ce qui fait seulement $^1/_8$ environ.

De même que la pression des gaz est produite par les mouvements des molécules gazeuses heurtant la paroi du récipient, de même, d'après Van t'Hoff, la pression osmotique serait produite par le mouvement des molécules de la substance dissoute.

Mouvement brownien. — L'existence de ce mouvement semble avoir sa démonstration objective dans l'existence du *mouvement brownien.* Les chocs des molécules étant individuellement très faibles et de direction quelconque, ne peuvent mouvoir un solide un peu gros suspendu dans le liquide, parce que le corps à mouvoir a une grande inertie et que les chocs étant extrêmement nombreux, sont presque tous annulés par des chocs de direction opposée, en sorte que leur résultante est faible. Mais si la particule est très petite, son inertie est faible; les chocs qu'elle reçoit étant peu nombreux à chaque instant, leur résultante est, proportionnellement, moins négligeable et suffit à déplacer la particule. C'est ce qui arrive dans le mouvement brownien. Il en est de même pour les bulles gazeuses incluses dans les liquides enfermés dans des cavités microscopiques des roches d'origine éruptive et qui, depuis des cen-

taines de siècles, sont en perpétuel mouvement. D'ailleurs, ainsi qu'il était à prévoir, ces petits mouvements changent de sens à chaque instant et constituent une sorte de danse sur place qui n'éloigne que très lentement les particules de leur position initiale. La théorie qui attribuait le mouvement brownien aux variations de la température est fausse, car, s'il est vrai que l'élévation de température augmente ce mouvement, il n'est pas vrai que ce dernier tende vers zéro quand la température tend à devenir fixe : il est plus actif pour une température élevée uniforme que pour une température basse, variable.

Il y a donc de bonnes raisons de croire que les chocs des molécules sont l'origine de π comme ils sont celle de P. Mais il y a une difficulté à concevoir la chose objectivement. La pression osmotique est centripète pour la solution, tandis qu'elle devrait être centrifuge, comme celle des gaz. D'autre part, cette pression formidable de 22 atm. par molécule-gramme dissoute devrait se manifester, comme celle d'un gaz sous pression, par quelques effets extérieurs moins silencieux que ceux de l'osmose.

A cette seconde objection, on pourrait répondre que, la surface du liquide étant la limite infranchissable des molécules dissoutes, la pression qu'elles exercent ne peut se manifester au delà de cette surface, sur les parois extérieures au liquide. Mais cela est en contradiction avec l'explication ci-dessus du mouvement brownien.

On a essayé de tourner la première difficulté en disant : la substance dissoute cherche à occuper le plus grand espace liquide possible, comme un gaz cherche à occuper le plus grand espace libre possible. Or, les molécules, ne pouvant franchir la membrane, n'ont d'autre moyen d'occuper un plus grand espace liquide que d'attirer du liquide du côté où elles sont confinées : d'où l'osmose. Cette conception d'une solution raisonnant sagement et, au lieu de s'épuiser en vains efforts pour pousser, tournant la difficulté en attirant, est bien peu satisfaisante. Il faudrait montrer comment, par suite de quelles conditions, la pression centrifuge π peut se manifester par un appel de molécules d'eau. Jusque-là, il est plus sage de se contenter d'une définition analytique et de dire que π est la pression qu'il faut exercer sur la solution pour empêcher l'eau d'y pénétrer, en distinguant, comme l'a fait Van t'Hoff, la pression π, effet de la pénétration de l'eau, de la cause inconnue de cette pénétration.

Nernst a proposé une explication suggestive du phénomène de l'osmose : les deux liquides émettent des vapeurs ayant la tension qui correspond à leur concentration ; le plus dilué émet donc plus de vapeurs que l'autre et envoie ainsi vers l'autre plus d'eau qu'il n'en reçoit de lui. C'est parce que φ est maximum pour l'eau pure que c'est toujours celle-ci qui passe vers les solutions.

Nous ne nous sommes occupés jusqu'ici que des mouvements de l'eau. Mais il n'existe pas de mem-

brane rigoureusement semi-perméable[1] : celle de ferrocyanure de cuivre elle-même laisse passer non seulement les quelques substances souvent citées (colorants acides, chlorure de fuchsine, ponceau 3B) mais un très grand nombre d'autres substances, y compris NaCl. Quant aux membranes animales, elles laissent passer plus ou moins facilement, à peu près toutes les substances. Pour déterminer π, on s'est efforcé, et avec raison, de réaliser des membranes aussi semi-perméables que possible ; mais de telles membranes n'existent pas dans les organismes ; elles seraient incompatibles avec les échanges nutritifs et sécrétoires.

Contrairement à ce que l'on croyait autrefois, les membranes n'ont aucune action sur π, qui dépend uniquement des solutions en présence. Mais elles en ont une grande, différente suivant leur nature, sur la vitesse de passage des substances dissoutes.

L'influence des membranes sur les échanges osmotiques de substances autres que l'eau est mal connue ; elle mériterait d'être étudiée à fond, car elle est d'intérêt capital pour la Biologie.

Comment les membranes interviennent-elles dans les échanges des substances dissoutes? Deux théories ont été émises, celle du crible et celle de l'imbibition.

D'après la *théorie du crible*, les membranes seraient percées de pores d'un certain diamètre,

1. On appelle ainsi une membrane perméable uniquement à l'eau.

laisseraient passer les substances dont les molécules sont plus petites que les pores et retiendraient les autres. L'eau passe toujours parce que la molécule H^2O est la plus petite (assertion confirmée, comme nous le verrons plus loin, à propos de la vitesse des ions). Cette conception simpliste peut être en partie vraie, mais elle ne suffit pas, étant en contradiction avec le fait suivant. Une membrane laisse passer les substances *A*, *B* et *C* ; une autre laisse passer *A* et *B* et retient *C* ; on en conclut que *C* a des molécules plus grosses que *A* ou *B* ; mais une troisième laisse passer *A* ou *C* et retient *B*.

Ostwald a cherché à sauver la théorie en disant que toute membrane laisse passer une molécule quand elle laisse passer le plus gros de ses ions (voir plus loin la signification de ce terme) et retient les molécules dont un des ions est trop gros pour ses pores. Mais on trouve ici des contradictions du même genre que la précédente.

D'après la *théorie de l'imbibition*, une membrane laisse passer les substances auxquelles elle peut s'unir par une sorte d'acte physico-chimique constituant l'imbibition. Ainsi, quand on sépare de l'eau et de l'alcool par une vessie de porc, l'eau va vers l'alcool, parce qu'elle mouille la vessie mieux que ne fait l'alcool ; quand on les sépare par une membrane de caoutchouc, l'alcool va vers l'eau parce que le premier imbibe le caoutchouc, ce que ne fait pas la seconde. De même, quand on superpose dans un vase du chloroforme, de l'eau et de

l'éther, peu à peu tout l'éther passe dans le chloroforme parce qu'étant plus soluble dans l'eau que le chloroforme, il traverse la couche d'eau plus rapidement que ne fait ce dernier[1].

Résumé. — Rappelons les formules de φ, θ, Δ et π et résumons leurs relations remarquables (valables seulement pour le solvant eau) :

$$\varphi = 0{,}018m,\ \theta = 0{,}52m,\ \Delta = 1{,}85m,\ \pi = 0{,}0821\ Tm.$$

Cette égalité, à un coefficient près, tient à ce qu'il faut la même dépense d'énergie pour effectuer le même travail consistant à séparer l'eau de la solution, à vaincre l'attraction de l'eau pour les molécules, quel que soit le mode de cette séparation : évaporation, ébullition, congélation ou osmose, sauf à tenir compte des travaux accessoires de changement d'état de l'eau, et autres; et ce sont ces travaux accessoires que mesurent les coefficients différents dans les diverses formules.

La température n'intervient que dans la formule de π parce que φ est indépendant de la température et que dans θ et Δ, la température est celle d'ébullition ou de congélation du solvant qui, étant fixe, passe dans le coefficient numérique.

De ces formules on tire les relations :

$$\frac{\varphi}{\theta} = 0{,}0346\,;\quad \frac{\varphi}{\Delta} = 0{,}01\,;\quad \frac{\theta}{\Delta} = 0{,}281\,;$$

$$\frac{\pi}{\varphi} = 4{,}566\ T;\quad \frac{\pi}{\theta} = 0{,}158\ T;\quad \frac{\pi}{\Delta} = 0{,}044\ T.$$

1. Ainsi, FLUSIN (Thèse de Doctorat de Paris) a montré

Le fait remarquable que φ, θ, Δ et π sont proportionnels à m a une signification importante.

Opérant à température uniforme, si l'on prend une quantité d'un gaz ou d'une vapeur quelconque occupant 1 litre à la pression ordinaire et qu'on réduise son volume, sa pression augmente et devient la même, à volume égal, quelle que soit la substance qui forme la vapeur ou le gaz. Si vraiment la pression est due au choc des molécules contre les parois du récipient, il y a là une bonne raison de croire que cette pression est indépendante de la nature des molécules et dépend seulement de leur nombre, en sorte que, à volume égal, la pression est proportionnelle au nombre des molécules et, à pression égale, le nombre des molécules est proportionnel au volume du gaz ou de la vapeur. Or, nous avons vu que, si l'on pouvait vaporiser un nombre de grammes d'une substance quelconque égal à son poids moléculaire (342 gr. de sucre ou 60 gr. d'urée), la vapeur produite occuperait, à la pression ordinaire, un volume identique (22 litres 35) quelle que soit la substance. On peut donc conclure de là que ces poids de substance contiennent un même nombre de molécules. Ainsi, toutes les solutions normales contiennent un même nombre de molécules, et le facteur m indiquant la concentration moléculaire est proportionnel au nombre vrai de molécules contenues dans un litre de solution : à un coefficient

comment la théorie de l'imbibition satisfait à la plupart des exigences de la question.

fixe (et inconnu) près, on peut même dire qu'il indique leur nombre. Si donc m indique le nombre de molécules contenues dans la solution, le fait que φ, θ, Δ et π sont proportionnels à m (et à lui seul, sauf intervention de la température pour π) prouve que ces variables sont indépendantes de la nature des molécules et dépendantes seulement de leur nombre. Individuellement, toute molécule, quelle que soit sa nature, exerce les mêmes φ, θ, Δ et π. C'est ce que l'on exprime en disant que φ, θ, Δ et π sont des propriétés *additives*. Dans la conception proposée ici de la nature de ces propriétés, nous dirons que toutes les molécules, quelle que soit leur nature, attirent et retiennent l'eau avec la même énergie : φ, θ, Δ et π sont des expressions équivalentes de cette attraction et ne diffèrent qu'en raison de travaux accessoires, résultant des conditions diverses où s'exerce la rétention ou l'attraction de l'eau dans l'évaporation, la vaporisation, la congélation et l'osmose.

CHAPITRE IV

FACTEURS PHYSIQUES *(Suite)*

La pression osmotique ; son rôle dans la parthénogénèse expérimentale.

1. Les variations de la pression osmotique, hypertonie, les différents moyens de l'obtenir. — 2. Différentes catégories de recherches : *a*) hypertonie comme phénomène fondamental et exclusif ; *b*) hypertonie et action chimique ; *c*) hypertonie comme élément accidentel. — 3. Recherches de Bataillon, expériences de Tichomiroff, de Giard, de Hunter, de Kostanecki. — 4. La pression osmotique unie à d'autres facteurs : expériences de Lœb et celles de Delage. — Conclusion sur le rôle de l'hypertonie.

1. Les modifications de la pression osmotique du milieu qui entoure l'œuf ont joué, depuis les premières expériences de parthénogénèse expérimentale et les premières interprétations qu'on leur a données, jusqu'aux expériences les plus récentes et les théories les plus modernes, un rôle très considérable et qui l'emporte de beaucoup sur celui des autres agents physiques. Ces modifications peuvent s'exercer dans deux sens : celui d'une diminution ou celui d'une augmentation de la pression osmotique. C'est cette dernière seulement qui joue

un rôle important, la première s'étant toujours montrée inefficace. Lorsqu'on envisage les expériences de parthénogénèse dans leur ensemble, on est frappé de l'importance qu'a prise pour elles ce facteur. On peut même dire qu'à partir d'une certaine époque et jusqu'à ces dernières années l'hypertonie des solutions a été considérée comme une condition universellement nécessaire pour la réussite des expériences ; elle prend une part très grande dans tous les résultats obtenus jusqu'ici.

Quelques mots d'abord sur ce que peut être un milieu hypertonique par rapport à l'œuf et sur le mode d'action de ce milieu. On considère *apriori*, avec raison sans doute, les œufs comme étant en équilibre de pression osmotique avec l'eau de mer normale. Pour les mettre en milieu hypertonique, dans la plupart des expériences, on ajoutait à l'eau de mer une certaine quantité de solutions salines plus concentrées qu'elle, telles que solutions de chlorures de Na, de K, de Mg, de Mn. Parfois on se contentait d'augmenter la concentration de l'eau de mer en l'évaporant ; d'autres fois encore on constituait de toutes pièces un milieu différent de l'eau de mer, au moyen de solutions artificielles hypertoniques. Dans quelques expériences, très peu nombreuses d'ailleurs, on procédait directement par dessiccation des œufs.

Placé dans l'un de ces milieux hypertoniques, l'œuf lui cède une partie de l'eau qu'il contient ; c'est cette *déshydratation* qui est considérée par la presque unanimité de ceux qui ont eu recours à ce

procédé comme le facteur provoquant le développement. L'idée a cependant été émise que ce résultat pourrait être dû à la nouvelle hydratation qui se produit lorsque l'œuf est replacé dans son milieu naturel, mais il semble bien résulter des expériences que cette opinion ne doive pas être conservée.

2. Les recherches, très nombreuses, sur l'action de l'hypertonie pourraient être classées en plusieurs catégories. Nous avons, d'abord, les plus simples ; celles où les solutions hypertoniques sont employées en raison même de leur hypertonie et où l'effet observé ne peut s'expliquer qu'uniquement par le phénomène physique de soustraction d'eau à l'œuf. Ces expériences ne constituent qu'une faible partie de l'ensemble. — Nous avons ensuite celles, et il semble qu'elles forment la majorité, où le procédé expérimental consiste bien en une augmentation de la pression osmotique, mais où le résultat obtenu est considéré comme dû à des phénomènes *chimiques*, provoqués secondairement dans l'œuf par la déshydratation. C'est dans cette catégorie que se placent les recherches importantes de Bataillon et de Lœb. Bataillon, l'auteur qui s'est occupé le plus méthodiquement de l'action de la pression osmotique, n'envisageait, il est vrai, jusqu'à une époque toute récente que l'action physique, déshydratante, des solutions ; mais ultérieurement, dans ses expériences sur la parthénogénèse des Amphibiens, il a fait intervenir des phénomènes d'ordre chimique,

qui, dans sa dernière interprétation, paraissent même subsister seuls[1]. Il en est de même de Lœb dans ses dernières expériences : lui aussi attribue à la solution hypertonique employée une action chimique. — Nous trouvons ensuite (et cette catégorie constitue une contre-partie de la précédente) des expériences dont les auteurs, ayant fait agir sur les œufs des agents autres que l'hypertonie, ont invoqué pour l'explication de leur mode d'action des phénomènes osmotiques. Telle a été, comme nous l'avons vu, l'interprétation donnée par Mathews à ses expériences sur l'influence de l'agitation mécanique, et aussi celle tirée par Bataillon des expériences sur l'action de la chaleur. Il faut mentionner aussi l'interprétation que donnait Giard aux expériences de Delage et de Garbowski qui obtenaient des développements des œufs vierges d'Astéries dans l'eau de mer normale simplement additionnée d'acide carbonique : Giard, sans d'ailleurs en donner la preuve, expliquait ces faits par une hypertonie supposée de ce liquide. — Une quatrième et dernière catégorie de recherches est constituée par celles où, au cours d'études de l'action sur les œufs de différentes substances, surtout de solutions salines, le facteur osmotique était introduit accidentellement et même involontairement, car, parmi les solutions expérimentées certaines, en outre, de la propriété pour laquelle elles étaient choisies, se trouvaient avoir celle d'être hypertoniques, par rapport à l'eau de mer. Ce fut surtout le cas des pre-

1. Voir ch. VIII.

mières expériences, antérieures à 1900 [1]. Mais à partir de ce moment, la pression osmotique attira l'attention et fut expérimentée pour elle-même. Morgan commença à soupçonner son rôle après avoir vu le ratatinement que les substances employées par lui (solutions salines et aussi strychnine) produisaient chez les œufs (1900). En même temps, Bataillon signala le rôle possible de ce facteur dans les premières expériences de Lœb, faites avec les solutions de chlorures de Na et de Mg, et, un peu plus tard, Lœb, répétant ces expériences, arriva à leur donner une interprétation conforme à l'hypothèse de Bataillon. A partir de cette époque, la pression osmotique commença à prendre dans les recherches de parthénogénèse expérimentale cette importance dont nous avons parlé plus haut.

3. Voyons maintenant les résultats que l'emploi de ce facteur a permis d'obtenir. Pour juger de son efficacité comme agent de la parthénogénèse, il faut recourir aux expériences dans lesquelles cet agent intervient seul et où les expérimentateurs ont pris soin de le dégager des autres influences qui pourraient venir troubler la sienne. Ce sont surtout les recherches de Bataillon qui peuvent nous servir de guide; il est le premier savant qui ait montré toute l'importance de la pression osmotique, et il n'a cessé, depuis 1900, d'étudier son rôle.

1. On peut citer celles de Lœb en 1892 et 1899, de Morgan en 1893, 1896, 1899 et 1900, de Norman en 1896, de Mead en 1898.

A l'inverse de la très grande majorité des auteurs, Bataillon opérait non sur des animaux inférieurs, mais sur des Vertébrés : les Poissons et les Amphibiens. Ses premières expériences (datant de juillet 1900) eurent pour objet la Grenouille et le Gardon ; après avoir fait agir sur leurs œufs des solutions très différentes et obtenu des résultats identiques dans tous les cas, c'est-à-dire un commencement de développement allant jusqu'au stade morula, il conclut que toutes les substances expérimentées agissaient par quelque chose qui leur était commun : par leur pression osmotique supérieure à celle du milieu intérieur de l'œuf. C'est alors qu'il émit l'hypothèse que les résultats obtenus avec les solutions salines par d'autres auteurs, tels que Lœb, par exemple, pouvaient être dus à la même cause.

Au cours des années suivantes, Bataillon étendit ses recherches à un nombre d'espèces de Poissons et d'Amphibiens beaucoup plus grand, en même temps qu'il employait des solutions hypertoniques nouvelles. Il nous est impossible de raconter ici ses expériences qui se poursuivaient d'année en année, aboutissant toutes à la même conclusion : les agents employés, qu'ils soient de simples solutions hypertoniques (le plus souvent des solutions de NaCl ou de sucre) ou de telles solutions agissant concurremment avec d'autres facteurs, comme l'échauffement ou le refroidissement, produisent tous le même effet : la soustraction d'eau à l'œuf. Cette théorie physique avait, aux yeux de son

auteur, le grand avantage de n'invoquer qu'un facteur très répandu dans la nature : la déshydratation.

Tant que Bataillon s'en est tenu à l'hypertonie seule, ses résultats étaient assez médiocres. Dans ses expériences ultérieures, au contraire, où l'agent est principalement ou exclusivement chimique, l'hypertonie ne jouant qu'un rôle secondaire ou nul, il en a été tout autrement. Cette dernière catégorie d'expériences a permis de pousser le développement très loin, presque jusqu'à la métamorphose, tandis que chez le même animal (et chez toutes les autres espèces étudiées d'ailleurs) il n'allait pas au delà du stade blastula lorsque l'hypertonie seule intervenait. On peut légitimement en conclure que, chez ces espèces animales au moins, l'augmentation de la pression osmotique *seule* n'est pas un agent d'une très grande efficacité et qu'elle le cède de beaucoup, sous ce rapport, aux actions d'ordre chimique.

A côté de Bataillon, citons un certain nombre d'autres auteurs qui, comme lui, eurent recours à l'hypertonie dégagée de tout mélange d'autres agents. Ainsi on employa, comme moyen déshydratant, une simple dessiccation des œufs à l'aide du papier buvard : Tichomiroff, dans la même expérience qui donna la première indication d'une parthénogénèse expérimentale, employa cette méthode parmi plusieurs autres pour augmenter le pourcentage des développements parthénogénétiques. Plus tard, Giard, qui, dès les premières expé-

riences de Bataillon, avait adopté ses conceptions et avait créé le mot de *tonogamie* pour désigner un développement dû à une déshydratation suivie d'une nouvelle réhydratation, fit sécher sur du papier buvard des ovaires d'*Asterias rubens* et obtint, après avoir ensuite reporté les œufs dans l'eau de mer, un certain nombre (15 °/₀ au maximum) de développements allant jusqu'au stade blastula (1904). Les expériences ultérieures montrèrent cependant que le facteur actif n'était pas la dessiccation, mais d'une part une tendance naturelle à la parthénogénèse de l'animal en question, d'autre part le secouage dont l'action avait déjà été signalée par Mathews.

Un autre moyen de produire une modification osmotique du milieu sans modification chimique corrélative consiste à concentrer par l'évaporation l'eau de mer dans laquelle plongent les œufs, et encore ce moyen n'est pas rigoureux, car avec une variation de concentration, les rapports des ions, par suite de dissociation de différents sels, peuvent se trouver changés[1].

Ce moyen fut employé pour un oursin, l'*Arbacia*, par Hunter (1901 et 1903) et lui permit d'obtenir des développements allant jusqu'aux blastules également. La méthode réussit moins bien sur un mollusque, *Mactra*, dont les œufs, placés par Kostanecki (1902) dans l'eau de mer concentrée par évaporation, ne purent que fournir des segmentations irrégulières.

1. Voir ch. VI.

4. La déshydratation des œufs sans addition de nouveaux composants chimiques à leur milieu ne se trouve que dans ces quelques expériences, peu nombreuses, comme on le voit ; elle ne semble pas être un procédé dont les résultats soient toujours certains et constants. Ce qui nous le montre, c'est que dans l'immense majorité des expériences, et précisément dans les plus importantes, où ce procédé aurait été très précieux pour mettre fin aux hésitations des savants sur le mode d'action — physique ou chimique — des solutions, il n'a pas pu être employé avec succès. C'est par un autre moyen, détourné et beaucoup plus compliqué, qu'on est arrivé à séparer les deux actions généralement concomitantes : d'une part, l'hypertonie, d'autre part, l'action spécifique des substances constituant le milieu de l'œuf. Ce moyen consiste à employer successivement des solutions de substances différentes, n'ayant de commun que leur pression osmotique égale pour toutes, et à observer si les effets produits sur l'œuf sont identiques. S'il en est ainsi, on en conclut que le facteur agissant est celui qui existe partout, et partout au même degré, c'est-à-dire la pression osmotique. C'est ainsi que Bataillon employa, dans toutes ses expériences, et dès les premières, des solutions de substances les plus différentes : sels divers, sucre de canne, sérum, etc. De même Lœb, qui, peu après les premières expériences de Bataillon (1900), arriva aux mêmes conclusions sur le rôle de l'hypertonie, avait essayé sur des œufs d'Échi-

nodermes (*Arbacia* et *Strongylocentrotus*) des solutions très variées (sels, sucre, urée) et avait tiré ses conclusions précisément de l'unité de leur action.

Il faut dire cependant que des expériences ultérieures modifièrent le point de vue de Lœb et l'amenèrent à distinguer deux méthodes de parthénogénèse artificielle, qu'il appela l'une la *fécondation osmotique*, l'autre la *fécondation chimique*. Malgré cela, à partir de ce moment et dans toutes les nombreuses expériences qui suivirent, cet auteur ne cessa de faire une grande place au factenr hypertonique. Seule varia son interprétation de l'action de ce facteur : après l'avoir considérée, dans les premières années, tantôt comme uniquement déshydratante, tantôt comme chimique, il s'arrêta définitivement, semble-t-il, à cette dernière idée qui subsiste seule dans sa grande théorie actuelle. Les théories et les travaux de Lœb tiennent dans la parthénogénèse expérimentale une place si importante et exigent des développements si compliqués que nous croyons devoir y consacrer un chapitre spécial. C'est là que trouvera sa place l'exposé détaillé des expériences où cet auteur a fait, d'une façon ou d'une autre, intervenir l'hypertonie.

C'est en ajoutant à l'eau de mer différents sels (chlorures de Na, de K, de Mg, de Mn) que Delage obtint, dans ses premières expériences (1901), des développements parthénogénétiques des œufs vierges de *Strongylocentrotus* et d'*Asterias* allant

jusqu'aux blastules nageantes. Mais, l'un des sels employés ($MnCl^2$) s'étant montré plus actif que les autres, il ne rapporta pas à l'hypertonie la totalité des résultats, les attribuant en partie à une action chimique spécifique des sels. — Dans les expériences ultérieures (où le développement parthénogénétique des œufs d'Astéries était obtenu par l'action de l'acide carbonique seul) l'hypertonie ne jouait même aucun rôle, le milieu qui entoure les œufs pouvant être isotonique et même hypotonique à l'eau de mer sans que les résultats fussent moins favorables (1902, 1903, 1904). Des expériences sur les Astéries spécialement instituées à cet effet (1905), faites avec une solution de $MnCl^2$ dans l'eau distillée isotonique à l'eau de mer, donnèrent de très bons résultats ; ceux-ci étaient même améliorés quand la solution était rendue hypotonique : ce furent le chlorure et le nitrate de Mn, en solutions modérément hypotoniques, qui se montrèrent les plus favorables. — Dans certaines des expériences qui suivirent, dans celles sur l'Oursin notamment, Delage employa cependant, tout en expérimentant surtout l'action des différentes substances chimiques, des solutions hypertoniques (1906) ; mais dans les expériences qui, en 1907 et 1908, le conduisirent à découvrir un procédé parthénogénisant particulièrement actif, en rapport avec certaines conceptions théoriques sur la structure du protoplasma, l'hypertonie disparut complètement, même comme facteur adjuvant. Nous parlerons de ces expériences et de leur interprétation

physico-chimique dans un chapitre spécialement consacré à la théorie de cet auteur [1].

5. Quelle conclusion pouvons-nous tirer, en définitive, de cette revue des expériences où la pression osmotique est le facteur agissant? Ce qui, tout d'abord, donne à l'hypothèse de la déshydratation une vraisemblance très grande, c'est que ce phénomène se produit dans la fécondation normale de l'œuf. Delage a fait remarquer [2] que, lorsque le spermatozoïde pénètre dans l'œuf, on voit son noyau, le pronucleus mâle, d'abord très petit, se gonfler à mesure qu'il avance dans le cytoplasma

1. A côté de ces grandes séries d'expériences conduites d'année en année et aboutissant à des théories d'ensemble, il nous faut aussi signaler quelques travaux moins importants. Certains, en France et en Italie surtout, furent inspirés par les idées de Bataillon : tels sont ceux de Mme Rondeau-Luzeau (en 1901 et 1902) sur les œufs de Grenouille, aboutissant à une interprétation d'abord uniquement physique, ensuite mixte, physique et chimique ; telles sont aussi les expériences d'Ariola (1903), sur les Batraciens également. D'autres recherches, en Amérique, dérivèrent des idées de Lœb : celles de Fischer sur les œufs d'un Annélide, la *Nereis* (1902 et 1903) et celles de Hunter sur l'*Arbacia*, dont nous avons déjà parlé, concluant, les unes comme les autres, à la seule action déshydratante du milieu.

Ajoutons que certains auteurs qui, comme Viguier, par exemple, se montrèrent sceptiques, en général, à l'égard de la parthénogénèse expérimentale (dans les premières années seulement, d'ailleurs) utilisèrent également, dans leurs expériences restées sans succès, les solutions hypertoniques employées par Lœb.

2. Voir « Les théories de la fécondation », Rapport au Congrès International de Zoologie de Berlin (1901).

de l'œuf et devenir, au point où il se rencontre avec le noyau de l'œuf, le pronucleus femelle, aussi gros que celui-ci. Ce gonflement ne peut résulter que d'une absorption d'eau par le pronucleus mâle, c'est-à-dire d'une déshydratation du cytoplasma de l'œuf, car cette eau ne peut venir que de lui. Rien ne nous prouve, bien entendu, que cette déshydratation soit la cause première de la segmentation, mais comme elle la précède immédiatement, il est possible qu'un lien existe entre elles. Les agents extérieurs capables de produire une déshydratation artificielle de l'œuf remplaceraient ainsi, dans une de ses fonctions au moins, le spermatozoïde.

D'autre part, cependant, les cas si nombreux où aucune déshydratation ne se produit, les solutions employées étant isotoniques ou même hypotoniques à l'eau de mer, montrent que l'hypertonie est loin d'être une condition universelle du développement parthénogénétique. Nous verrons, d'ailleurs, plus loin, l'action de beaucoup d'autres agents, (acides, bases, poisons divers), absolument indépendante de la pression osmotique ; cette étude ne pourra que confirmer cette conclusion.

CHAPITRE V

FACTEURS CHIMIQUES

1. Les deux acceptions du mot *ion*. — 2. Action des solutions salines ; rôle du Mg, rôle des autres métalloïdes. Hypothèses sur le mode d'action des sels. — 3. Action des acides. Expériences avec acides divers. L'emploi de CO^2 par Delage. Les acides gras dans les expériences de Lœb. — 5. Action des substances diverses : poisons, liquéfiants du protoplasma. Conclusion.

Nous avons déjà vu comment l'influence des agents chimiques vient s'enchevêtrer avec celle des agents physiques dans la plupart des expériences où ceux-ci sont étudiés. Nous arrivons maintenant aux expériences où les actions d'ordre chimique seules ont été mises en œuvre : le plus grand nombre de recherches sur la parthénogénèse expérimentale appartiennent à cette catégorie.

1. Une remarque doit être faite tout d'abord. Depuis que la notion d'*ions* a été introduite dans la science, les auteurs se servent de ce terme en lui donnant une acception qui n'est pas toujours identique à elle-même. Tantôt, et par un regrettable abus de langage, *ion* est simplement syno-

nyme d'*atome* ; on dira, par exemple : dans le NaCl, c'est l'ion Cl qui est actif dans telle circonstance, l'ion Na dans telle autre. Mais en réalité on n'a pas en vue autre chose que la substance Cl dans le premier cas, la substance Na dans le second. Ces substances sont à l'état d'ions, il est vrai, mais on ne s'appuie pas sur les caractères résultant de cet état physique. C'est dans ce sens que l'on a parlé de l'action spécifique des ions, visant simplement l'action de tel ou tel des constituants de la molécule.

Dans d'autres cas, au contraire, l'ion est envisagé au point de vue des propriétés qui se rattachent à sa condition physique, et c'est alors seulement que l'expression est justifiée : tel est le cas, par exemple, lorsqu'on parle des charges électriques des ions ou de l'augmentation de pression osmotique due à leur présence.

Dans ce chapitre, il ne sera question des ions que dans la première de ces acceptions, c'est-à-dire dans celle où ce terme n'est pas justifié. Nous avons cru cependant devoir signaler la chose, parce que le lecteur trouvera le mot *ion* employé par les auteurs dans ces deux acceptions différentes ; ce sera à lui de juger laquelle doit être retenue dans chaque cas particulier. C'est pourquoi nous traiterons ici dans le même chapitre toutes les actions chimiques, qu'elles soient exercées par les molécules non dissociées, ou par les ions, ou enfin par les solutions où aucune dissociation n'a lieu. Nous réserverons, par contre, pour un autre cha-

pitre les expériences et les théories où les ions jouent un rôle par leurs propriétés particulières que ne peut posséder une molécule non dissociée.

2. Nous avons déjà mentionné plus d'une fois l'action chimique des différents sels. Ce sont, en effet, les sels, ceux contenus dans l'eau de mer et aussi ceux qui ne s'y trouvent point, qui ont servi le plus souvent dans les expériences de parthénogénèse, et cela dès le commencement, depuis ces expériences de T. H. Morgan (1896) dans lesquelles ce savant étudia l'action de NaCl sur les œufs, fécondés et non fécondés, d'Oursin et constata la formation d'asters dans ces derniers. Un peu plus tard (1899), Lœb commença la série de ses expériences sur l'action des solutions hypertoniques des différents chlorures sur les œufs d'Oursin et arriva, tout d'abord, à cette conclusion qu'il manque à l'eau de mer une substance nécessaire au développement, ou qu'au contraire, s'y trouve présente une substance qui arrête ce développement. Ce qu'il fallait par conséquent faire, pensait-il, c'est apporter l'élément utile ou anéantir l'effet de l'élément nuisible, en contre-balançant par certains sels l'action des autres. Après avoir étudié différents sels, Lœb conclut par extension que le spermatozoïde, lui aussi, apporte dans la fécondation certains éléments qui sont les mêmes que les parties actives des sels employés, c'est-à-dire les métaux, probablement le Mg.

L'idée de l'apport du Mg par le spermatozoïde fut soumise à la vérification par Y. et M. Delage : ces auteurs, après avoir étudié la teneur en Mg des glandes mâles et femelles du *Strongylocentrotus*, virent que les premières en renfermaient moins que les secondes; l'apport du Mg par le spermatozoïde apparaissait donc comme impossible (1900) [1]. Mais l'action des sels restait très réelle. Y. Delage obtint, à son tour, en 1901, chez le même Oursin et chez des Astéries, des blastules nageantes avec des solutions hypertoniques des chlorures de K, de Na, de Mg, de Mn ; il attribua le résultat en partie à l'action de l'hypertonie, en partie à l'action spécifique chimique de ces sels (1901).

Depuis, des expériences nombreuses furent faites dans le même ordre d'idées. Elles furent, en somme, peu variées : toutes se proposaient soit de comparer entre elles les actions des différents sels sur les mêmes œufs, soit de trouver pour les œufs des différents animaux la substance spécialement active. C'est ainsi que Lœb, Lœb et Fischer, puis Fischer seul constatèrent (1900 à 1902) que, pour le *Chætopterus*, K était la seule substance efficace et qu'il en était de même de Ca et aussi de K pour l'*Am-*

1. Dans l'article des *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, où cette note a été publiée, une erreur typographique attribue aux œufs le chiffre valable pour le spermatozoïde, et inversement. Cette faute est réparée par un *erratum* par un des numéros suivants, mais il nous semble opportun de rappeler ici les chiffres tels qu'ils sont en réalité : dans les glandes mâles, 7,88 °/₀ de MgO; dans les glandes femelles — 8,83 °/₀.

phitrite. Delage compara l'action des sels les plus variés (de K, Na, Mg, Mn, Ca, Co, Ni) sur les œufs du *Strongylocentrotus* et constata deux faits : une grande efficacité de certaines substances qui, à dose élevée, sont toxiques, et de grandes différences individuelles entre les œufs, même provenant d'un même ovaire, sous le rapport de la sensibilité à telle ou telle substance (1906-1907).

D'autres auteurs encore expérimentèrent l'action des différents sels (Henneguy, Mme Rondeau-Luzeau, Wilson, Bullot, Kostanecki), mais leurs expériences ne diffèrent que par des détails de celles dont nous venons de parler.

En somme, la conclusion générale qui se dégage de l'ensemble de ces recherches est que les sels ont bien une action spécifique, tenant probablement surtout à leur élément métallique. Ce qui permet de formuler cette dernière opinion, c'est qu'en comparant les effets des différents sels, on constate une certaine uniformité d'action, beaucoup plus nette entre ceux qui ont une base commune qu'entre ceux qui ont un acide commun, ou entre ceux qui sont formés d'un même métal plutôt que ceux qui comprennent un même métalloïde. Mais à cela se bornent nos connaissances sur l'action de ces sels ; aucune théorie allant plus au fond des choses n'a été formulée sur cette action. Il faut peut-être excepter l'hypothèse émise par R. S. Lillie, d'après laquelle les sels modifieraient la perméabilité de la membrane cellulaire. Mais cette interprétation se rattache à un ensemble

d'idées tout à fait différent, dont nous parlerons plus loin. — On trouve également dans la théorie actuelle de Lœb une tentative d'expliquer l'action des solutions salines, mais cette explication vise leur hypertonie et non leur action chimique spécifique. Le lecteur le verra d'ailleurs dans le chapitre spécialement consacré à cet auteur.

3. A côté des solutions salines, un rôle très important a été joué dans la parthénogénèse expérimentale par les acides. On peut même dire qu'au point de vue de l'explication des phénomènes l'emploi des acides a donné plus que celui des solutions salines : l'action des acides intervient, en effet, dans les théories les plus générales de parthénogénèse (celle de Lœb et celle de Delage).

Dans cette première expérience de parthénogénèse à laquelle il faut toujours revenir, celle de Tichomiroff, l'acide sulfurique a été employé parmi d'autres réactifs[1]. De même Kellogg qui, plus de vingt ans après, répéta les mêmes expériences, se servit également d'acides divers. Citons aussi, avant d'arriver aux expériences où certains acides déterminés ont été employés d'une façon systématique et où des conclusions d'ensemble en

1. En traitant par l'acide concentré, pendant deux minutes, les œufs des vers à soie, il obtenait un certain pourcentage de développements (13 œufs sur 36) aboutissant à des embryons normaux. Mais il s'agit là, en réalité, non de l'action d'un acide comme tel, mais de son influence déshydratante et caustique. Ce qui le montre bien, c'est qu'il était employé à une forte concentration, ce qui distingue le procédé de tous les procédés des auteurs modernes.

ont été tirées, l'emploi de HCl par Delage (1901) qui obtenait, en le faisant agir sur les œufs du *Strongylocentrotus*, des blastules nageantes, l'emploi des acides (acétique et citrique) par Schücking (1903) à la suite des expériences de Delage sur CO^2 dont il sera question un peu plus loin; enfin, les expériences de Lefèvre (1906 et 1907) sur *Thalassema mellita*, dans lesquelles il obtenait, après avoir fait agir sur les œufs vierges divers acides organiques et inorganiques, des segmentations régulières et des développements allant jusqu'aux trocophores normales.

C'est d'abord l'emploi de CO^2 qui donna lieu à des expériences systématiques. Delage constata (1902-1904) que si on plonge des œufs vierges d'Astérie dans une eau de mer saturée de CO^2 et qu'on les y laisse pendant près d'une heure, ils peuvent, transportés ensuite dans l'eau de mer normale, se développer jusqu'au stade Bipinnaria. Le procédé est très efficace, donnant parfois jusqu'à 100 °/₀ de réussites, mais on ne réussit qu'à condition de prendre les œufs au moment où la maturation est en voie de s'opérer, alors que la membrane de la vésicule germinative est déjà rompue, mais le pronucleus femelle n'est pas encore constitué. La continuation de ces expériences l'année suivante a permis de poursuivre l'élevage plus loin, d'atteindre le stade Brachiolaria et voir la future Astérie se dessiner déjà avec tous ses organes essentiels. Après avoir examiné les différentes explications possibles de l'action du CO^2,

Delage s'est arrêté à l'idée que celui-ci agit comme asphyxiant, non pas par suite du manque d'oxygène, mais par un véritable empoisonnement : CO^2 s'accumulerait dans l'organisme et y produirait une sorte d'engourdissement temporaire, au sortir duquel, une fois dans l'eau de mer naturelle, l'œuf reprendrait la vie active, mais au lieu d'achever sa maturation, commencerait à se segmenter. Ce qui rend CO^2 particulièrement apte à provoquer la parthénogénèse, c'est le fait qu'il est un poison temporaire, s'éliminant de lui-même dès qu'on lui en donne la possibilité. La maturation est une opération qui a pour effet, on pourrait presque dire pour but, de placer l'œuf dans des conditions telles qu'il ne puisse se développer sans l'intervention du spermatozoïde. Le CO^2, en interrompant cette opération, en l'empêchant de s'achever, en supprime le résultat et laisse l'œuf en situation de se développer par ses propres moyens et sous l'influence d'excitations banales autres que la fécondation normale.

La même méthode fut appliquée par Delage aux Oursins (*Strongylocentrotus*), mais sans succès : les œufs étant ici retirés de l'ovaire au moment où leur maturation est achevée, restent rebelles à l'action de CO^2. Tandis que l'œuf d'Astérie, entrant en maturation après sa sortie de l'ovaire, sous l'œil de l'observateur, permet d'appliquer le réactif au moment où la membrane nucléaire est rompue et où l'équilibre du noyau est dans un état labile qui le rend particulièrement sensible aux agents, ici,

au contraire, la membrane nucléaire étant complète et l'œuf dans une phase stable au moment où on applique CO^2, celui-ci reste inefficace. Mais on peut, par le secouage et le chauffage, rompre la membrane nucléaire et placer l'œuf dans la même condition que les œufs d'Astérie. Cependant, dans ce cas, le développement ne va pas au delà du stade de 32 blastomères.

Les expériences de Delage ont été répétées par un grand nombre d'auteurs : Garbowski (1903), qui arriva à des interprétations identiques ; Lyon (1903), qui essaya l'action de CO^2 sur les œufs du *Strongylocentrotus*, en employant comme adjuvant le cyanure de K et arriva à obtenir des larves ; Tennent et Hogue (1906), qui expérimentèrent en même temps l'action de CO^2 sur les œufs fécondés ou destinés à être fécondés. De toutes ces expériences, qui sont venues confirmer celles de Delage, il résulte que CO^2 est un réactif d'une efficacité exceptionnelle pour les œufs d'Astérie, mais pour ceux d'Astérie seulement. Quant aux œufs d'Oursin, il existe pour eux un autre procédé de choix auquel Delage est arrivé plus tard (en 1907) en partant de certaines vues théoriques sur la structure et la physiologie de la cellule. Ce procédé comprend également l'emploi d'acides et aussi celui d'alcalis, mais comme il demande des développements plus étendus et que, de plus, il a été le point de départ d'une théorie générale, nous ne pouvons que le mentionner ici, à sa place logique, en renvoyant pour un exposé plus

complet au chapitre spécialement consacré à cet auteur.

Les acides furent également expérimentés par Lœb. Guidé par le désir d'imiter autant que possible, dans le développement parthénogénétique, ce qui se passe dans la fécondation normale, il essaya de provoquer dans l'œuf vierge de *Strongylocentrotus* la formation d'une membrane de fécondation (1905). Parmi les diverses substances chimiques, il employa à cet effet l'acide acétique, puis différents acides gras, et les résultats furent conformes à ses espérances : les acides provoquaient la formation d'une membrane, après quoi, par un traitement complémentaire, les œufs étaient amenés à se développer.

Dans les expériences de Herbst, faites au cours d'études sur l'hérédité (1906), les acides se montrèrent capables non seulement d'amener la formation d'une membrane autour d'un œuf vierge, mais de rendre possible un développement allant dans certains cas jusqu'au stade pluteus.

Newton Harvey répéta en 1910 l'expérience de Lœb, mais tenta de donner au mode d'action des acides une explication nouvelle, différente de celle proposée par cet auteur, et pour laquelle nous sommes obligés de renvoyer le lecteur au chapitre V, IIIe partie.

4. Il serait fastidieux de faire ici l'énumération de toutes les substances chimiques employées pour provoquer la parthénogénèse. Contentons-nous de

dire qu'un très grand nombre de réactifs très variés se sont montrés capables de produire une action spéciale qui peut être, mais n'est pas toujours cependant, le prélude du développement : la formation d'une membrane semblable à la membrane de fécondation[1].

5. Une autre catégorie d'expériences se rattache à l'action de certains poisons : la strychnine fut employée par R. Hertwig (1896) qui obtenait dans les œufs d'Oursin des phénomènes nucléaires de division, puis par T. H. Morgan (1900) qui, comme nous l'avons vu plus haut, donna à l'action de ce réactif une explication osmotique. Wassilieff (1902) obtint des segmentations des œufs de *Strongylocentrotus* par la strychnine également, puis par la nicotine, la hyoscyamine, l'ergotine.

D'autres substances furent employées comme capables de liquéfier le protoplasma : Mathews (1900) se servit dans ce but de l'alcool, de l'éther, du chloroforme, et supposa que ces réactifs agissaient en gênant la respiration de l'œuf (d'*Arbacia*); or, c'est grâce à la respiration que l'œuf arriverait à se maintenir dans un état demi-solide.

Une des substances dont se servit ce dernier

1. O. et R. Hertwig (1887) et Herbst (1893 et 1904) employèrent, à cet effet, le chloroforme, le benzol, le toluol, le xylol, la créosote, l'essence de girofle, l'argent réduit ou les sels d'argent; Lœb a essayé les mêmes réactifs et aussi, comme nous l'avons vu, l'acide acétique; plus tard (1908), il y a joint, comme ayant également une action membranogène, la saponine, la solanine, les sels d'acide gallique.

auteur, l'éther, fut expérimenté par Wilson (1901) sur des œufs fécondés, mais pris à un moment où le pronucleus mâle et le pronucleus femelle ne sont pas encore arrivés à se fusionner : on observe alors une division indépendante des deux, ce qui montre bien l'action excitatrice des réactifs.

Nous voyons quelle grande variété règne dans les substances chimiques employées pour obtenir la parthénogénèse. Beaucoup d'entre elles produisent sur les œufs un effet identique, sans qu'on puisse réduire cet effet à une propriété commune connue. Jusqu'à présent, du moins, toutes les tentatives d'expliquer leur influence par des actions plus simples, telles que la déshydratation, par exemple, sont restées sans résultat, et nous ne voyons pas encore, pour le moment, de véritable explication de leur mode d'action.

CHAPITRE VI

ACTION DES IONS DANS LES SOLUTIONS

1. Substances ionisables. La notion d'*ions*. Le nombre des ions. Calcul du coefficient *i*. — 2. La conductibilité électrique. La notion d'*électron*. — 3. L'électrolyse. — 4. La vitesse des ions. — 5. La conception objective des ions. — 6. Applications à la chimie et à la physiologie.

Nous avons vu plus haut le rôle qu'ont joué dans les expériences de parthénogénèse expérimentale les solutions salines ; nous avons exposé leur action physique ou chimique, en considérant jusqu'à nouvel ordre ces solutions avec leurs propriétés globales, abstraction faite du phénomène de dissociation de leurs molécules en *ions*. Or, le fait de cette *ionisation* confère aux solutions certaines propriétés spéciales, et c'est à ces propriétés que les auteurs d'un certain nombre d'expériences ont attribué les résultats obtenus par eux. Nous devons donc nous occuper maintenant de ces propriétés, et pour cela un exposé préalable de la question à un point de vue purement physique est nécessaire. Nous allons donc commencer par lui, comme nous l'avons fait pour la question de l'osmose.

Nous pourrions nous contenter d'exposer ici ce qui est strictement nécessaire pour expliquer la notion d'ions et faire comprendre la partie physique des théories invoquées dans la parthénogénèse. Mais il nous a paru à propos d'étendre un peu ce programme et de profiter de l'occasion pour exposer dans son ensemble la question des ions et celles qui s'y rattachent. La notion d'ions en deviendra plus compréhensive, plus approfondie et, partant, plus claire, et le lecteur qui aura bien médité ce chapitre se trouvera mieux armé pour comprendre les mémoires de bio-physique de plus en plus nombreux dans lesquels il est fait appel à ces notions.

1. L'existence de la dissociation dans les solutions oblige à apporter des rectifications aux lois qu'on est parvenu à formuler relativement aux solutions et qui ne s'appliquaient qu'à des solutions d'une certaine catégorie, notamment à celles qui ne sont ni des acides, ni des alcalis, ni des sels. Or, la majorité des solutions appartient, au contraire, à ces catégories. Pour elles, les effets produits sont toujours supérieurs à ce qu'indique la théorie, et les lois déterminées pour les solutions non électrolytiques ne s'appliquent qu'avec une correction dont il faut indiquer la valeur et expliquer la cause.

Si l'on prend deux solutions normales, l'une de sucre (342 gr. par litre), l'autre de NaCl (58 gr. 5) :

tandis que, pour	la 1re	$\varphi = 0^\circ,185$,	pour	la 2e	$\varphi' = 0^\circ,314$
»	»	»	$\theta = 0^\circ,52$,	»	»	$\theta' = 0^\circ,88$
»	»	»	$\Delta = -1^\circ,85$	»	»	$\Delta' = -3^\circ,14$
»	»	»	$\pi = 22^{atm},35$	»	»	$\pi' = 38^{atm}$.

Cela nous amène immédiatement à la conception des ions. Puisque nous avons vu que la force avec laquelle l'eau est retenue dans la solution ou attirée vers elle dépend uniquement du nombre des molécules, si ces solutions acides, basiques ou salines retiennent ou attirent l'eau plus qu'elles ne devraient d'après le nombre apparent de leurs molécules, c'est qu'elles contiennent plus de molécules qu'elles ne paraissent en contenir, et pour qu'il en soit ainsi, il n'y a qu'une possibilité, c'est que les molécules dissoutes soient dissociées : NaCl en Na et Cl, AzO^3H en AzO^3 et H, KOH en K et OH. Les éléments de cette dissociation sont les *ions*. Ce n'est pas par cette voie qu'on est arrivé à la conception des ions, mais au point de vue didactique, il semble avantageux et plus clair de présenter la chose ainsi. Disons par anticipation qu'on distingue sous les noms d'*anions* et de *cations* les deux sortes d'ions fournis par la dissociation des molécules. Nous verrons plus loin leurs caractères différentiels.

Dans l'exemple numérique donné ci-dessus, on remarquera que les valeurs de φ', θ', Δ', π' sont dans un même rapport avec celles de φ, θ, Δ et π : elles sont égales à ces dernières multipliées par le coefficient 1,7. Ce n'est pas une circonstance fortuite. Il en est toujours ainsi. Si pour une solution

donnée, acide, basique ou saline, $\varphi' = n\varphi$ par rapport à une solution de sucre ou d'urée de même concentration moléculaire, on aura même $\theta' = n\theta$, $\Delta' = n\Delta$ et $\pi' = n\pi$. Ce facteur par lequel il faut multiplier φ, θ, Δ ou π pour avoir φ', θ', Δ' ou π', se nomme *coefficient d'ionisation ;* on le désigne par la lettre i et l'on a $\varphi' = i\varphi$, $\theta' = i\theta$, $\Delta' = i\Delta$, $\pi' = i\pi$. Nous apprendrons à le déterminer, mais nous voyons dès maintenant qu'après l'avoir déterminé pour l'une quelconque des valeurs tonométrique, ébullioscopique, cryoscopique ou osmométrique, il sera valable pour les trois autres.

D'après cela, la signification du facteur i est facile à comprendre. C'est le nombre par lequel il faut multiplier le nombre des molécules dissoutes pour avoir le nombre total des particules en solution : molécules restées entières plus particules (ou ions) provenant de la fragmentation de celles qui se sont dissociées (ionisées). Ainsi, dans l'exemple numérique ci-dessus, supposons qu'il s'agisse du NaCl. La solution étant normale, nous avons dissous 1 molécule-gramme de NaCl : disons, pour la commodité du langage, 10 molécules. i étant égal à 1,7, y a, en tout, 17 molécules + ions. Chaque molécule NaCl donnant 2 ions, 1 Na, 1 Cl, on voit que la seule possibilité est :

	7 Na } 7 Cl }	provenant de	7 NaCl
	3 NaCl	» »	3 NaCl
Total	17 molécules + ions	» »	10 NaCl molécules.

Cela permet donc de reconnaître que sur 10 molé-

cules, il y en a 3 restées entières et 7 dissociées en 14 ions.

De quoi dépend le nombre des ions. — L'expérience montre que le nombre des molécules dissociées dépend de trois facteurs : la *concentration*, la *température*, la *nature du corps*.

Concentration. — Le nombre de ions est, *absolument*, d'autant plus grand que la solution est plus diluée, c'est-à-dire qu'une solution contient d'autant plus d'eau pour une même quantité de sel. Toute solution très diluée a toutes ses molécules ionisées ; à mesure que l'on ajoute de nouvelles quantités du corps dissous, chaque dose fournit un nouvel essaim d'ions, mais plus la concentration augmente, plus est faible le nombre d'ions libérés dans une nouvelle addition de molécules, jusqu'à une limite atteinte quand la solution est saturée. On n'a malheureusement pas trouvé de loi simple et rigoureuse définissant la relation entre l'ionisation et la concentration.

Température. — L'ionisation varie avec la température d'une façon complexe, variable suivant les substances : elle augmente en général, mais parfois diminue.

Nature de la substance dissoute. — Chaque corps a son coefficient d'ionisation propre.

Tout cela complique, d'une façon fâcheuse, les questions restées simples jusqu'ici.

Tandis que pour φ, θ, Δ et π, la nature du corps n'intervenait pas et la variation par rapport à la concentration moléculaire suivait la loi très simple

de la proportionnalité directe; pour φ', θ', Δ', π', intervient un facteur i qui varie suivant la nature de la substance et suivant la concentration sans relation simple.

Les effets restent, ici encore, indépendants de la nature de la substance, en ce sens que φ', θ', Δ' et π' restent les mêmes quelle que soit la nature des molécules ou des ions qui les déterminent, à la condition que le nombre total de ces molécules ou de ces ions soit le même par volume de solution, mais ils en dépendent en ce sens que, selon la nature de la substance, et pour une même concentration de la solution, le nombre des ions libérés varie. Dissous dans un même volume de solution, $m\text{NaCl} + n\text{Na} + n\text{Cl} = 1.000$ produiront le même effet que $m'\text{KCl} + n'\text{K} + n'\text{Cl} = 1.000$; mais deux solutions également concentrées, de NaCl et de KCl, produiront des effets très différents parce que leur ionisation sera différente.

Calcul du coefficient i. — Il serait important de pouvoir déterminer la valeur de i par le calcul. Ostwald a remarqué que la loi des équilibres chimiques de Guldberg et Waage s'appliquait à l'ionisation. Cette loi dit que, dans une réaction chimique où deux corps dissous en produisent un troisième qui reste en solution, le rapport du produit des masses des constituants à la masse du constitué est constant.

Soit une solution contenant m molécules dans un litre et appelons δ le *degré de dissociation*, c'est-à-dire le rapport du nombre des molécules

dissociées au nombre des molécules initiales : il y aura dans la solution

$m\delta$ anions,
$m\delta$ cations.
$m - m\delta = m(1 - \delta)$ molécules entières.

Soient, maintenant p_a et p_c les poids atomiques ou moléculaires des anions et des cations.

La masse des anions sera : $m\delta p_a$,
— cations — $m\delta p_c$,
— molécules entières — $m(1-\delta)(p_a+p_c)$.

Et d'après la loi, on aura :

$$\frac{m\delta p_a \times m\delta p_c}{m(1 - \delta)(p_a + p_c)} = C$$

ou

$$\frac{m\delta^2}{1 - \delta} \times \frac{p_a \times p_c}{p_a + p_c} = C.$$

Mais, pour un corps donné, et quelle que soit la concentration, $\frac{p_a \times p_c}{p_a + p_c}$ est constant.

On a donc :

$$\frac{m\delta^2}{1 - \delta} = K$$ [1].

1. Cette formule est intéressante à divers titres :
Elle rend compte du fait que la dissociation augmente quand on augmente la dilution, car on voit que si m diminue, δ doit devenir plus grand.
Elle explique ce fait que, si à un électrolyte on en ajoute un autre qui ait un ion commun avec lui, si cet ion est à une concentration moindre dans le second, la dissociation augmente dans le premier, car ce sera comme si on ajoutait

On en tire :

$$\delta = \frac{-K \pm \sqrt{K^2 + 4mK}}{2m}.$$

Supposons que la moitié des molécules soit dissociée. On aura $\delta = \frac{1}{2}$ et $K = \frac{m}{2}$.

Ainsi K est égal à la moitié du nombre qui exprime la concentration moléculaire pour la dilution où la moitié des molécules est dissociée. On peut donc déterminer K pour chaque corps par une mesure directe et déterminer δ, par le calcul, pour une concentration quelconque. δ donne i de façon la plus simple.

Si, en effet, on a dissous m molécules, après la dissociation, il y aura $m\delta$ anions $+ m\delta$ cations $+ m(1 - \delta)$ molécules entières, soit en tout : $m(\delta + \delta + 1 - \delta) = m(1 + \delta)$. Ce facteur $1 + \delta$ est donc précisément le nombre par lequel il faut multiplier m pour avoir le nombre total de particules ; c'est donc le facteur i. On a donc $i = 1 + \delta$. La formule qui permet de calculer δ donnerait donc i et permettrait de calculer φ', θ', Δ' et π'.

de l'eau. Ce sera l'inverse si la concentration est plus forte. Il n'y a pas de changement si la concentration est égale, auquel cas les deux solutions sont dites *isohydriques*. Comme corollaire, si à une solution on ajoute un corps ayant un ion commun, mais à l'état solide, la concentration de cet ion augmente forcément et un certain nombre d'ions se réassocient en molécules, ce qui, ainsi que nous le verrons plus loin, a pour effet de diminuer la propriété afférente à cet ion. Ainsi, en ajoutant à une solution d'acide acétique un acétate solide, on diminue l'acidité de la solution.

Malheureusement, cette formule ne s'applique qu'aux corps faiblement dissociés : les acides forts, les bases fortes, les sels neutres ont une dissociation autre que celle qu'indique la formule[1]. Cela tiendrait, pense-t-on, à ce que les ions et les molécules entières forment avec l'eau des associations qui diminuent le nombre des éléments.

Van t'Hoff a proposé pour ce cas une formule modifiée :

$$K = \frac{m\delta^3}{(1-\delta)^2},$$

qui donne :

$$\delta^3 - \frac{K}{m}\delta^2 + \frac{2K}{m}\delta - \frac{K}{m} = 0,$$

équation inutilisable parce que sa formule de résolution est trop compliquée.

Rudolphi en a proposé une plus simple :

$$K = \frac{\delta^2\sqrt{m}}{1-\delta},$$

1. On dit, d'ordinaire, que la dissociation est moins forte que celle qu'indique la formule. Elle est moins forte pour les concentrations moins élevées que celle où $\delta = 0,5$, plus forte pour les autres. La formule donne pour K une série de valeurs qui vont en croissant avec m et il n'y a aucune raison de choisir celle qui correspond à $\delta = 0,5$ si ce n'est que le calcul est le plus aisé dans ce cas. Ces valeurs de K, très différentes pour les concentrations élevées, tendent vers une limite fixe pour les grandes dilutions. C'est cette valeur limite qu'il faudrait prendre, et dire alors que la formule donne pour δ des valeurs trop faibles.

qui donne :

$$\delta = \frac{-K \pm \sqrt{K^2 + 4K\sqrt{m}}}{3\sqrt{m}}.$$

Cette formule est plus maniable, mais elle a, comme la précédente, l'inconvénient d'être entièrement empirique.

Enfin, toutes ces formules ne s'appliquent qu'au cas où les molécules se dissocient en deux ions : quand la dissociation fournit plus de deux ions (par exemple SO^4H^2 qui fournit SO^4, H, H, ou $MgCl^2$ qui fournit Mg, Cl, Cl) la loi des équilibres chimiques devient beaucoup plus compliquée.

Dans le cas où il y a z ions au lieu de deux, la formule $i = 1 + \delta$ devient $i = 1 + (z - 1)\delta$, ainsi qu'il est facile de s'en assurer.

Les formules ci-dessus $\varphi' = i\varphi$, $\theta' = i\theta$, $\Delta' = i\Delta$, $\pi' = i\pi$, nous donnent le moyen de trouver par une expérience de tonométrie, d'ébullioscopie, de cryoscopie ou d'osmométrie la valeur $i = 1 + \delta$ [ou, éventuellement $1 + (z - 1)\delta$] et par conséquent de δ pour une concentration donnée m. La valeur δ étant connue, nous permet de résoudre l'équation

$$K = \frac{m\delta^3}{(1 - \delta)^2} \left(\text{ou } K = \frac{\delta^2\sqrt{m}}{1 - \delta}\right)$$

et, K étant connu, permet de trouver δ pour toutes les valeurs de m.

La deuxième formule étant peu rigoureuse, ne donne que des résultats peu corrects dans les cas très nombreux où on voudrait l'appliquer.

Mais il y a un moyen direct de déterminer δ ; ce moyen est fourni par la *conductivité électrique*.

2. *Conductivité électrique*. — Si l'on cherche à faire passer un courant électrique à travers de l'eau rigoureusement pure, on constate que le courant ne passe pas. (Il passe un courant extrêmement faible dû à une faible ionisation de l'eau, mais pratiquement ce fait est négligeable.) Il en est de même pour les solutions des corps de la première catégorie (sucre, urée, alcool, etc.). Au contraire, le courant passe dans les solutions plus ou moins ionisées, mais en les décomposant.

Voici à quelle interprétation du phénomène on a été conduit.

Les ions sont de deux sortes : les uns, *cations*, ont des charges électriques positives, les autres, *anions*, des charges négatives. Les molécules des électrolytes sont formées de l'union d'un (ou plusieurs) cation et d'un (ou plusieurs) anion dont les charges se saturent l'une l'autre, en sorte qu'elles sont électriquement neutres. L'ionisation consiste dans la dissociation de la molécule en ses ions constituants qui deviennent libres dans la solution, laquelle n'en reste pas moins neutre dans son ensemble.

Quand on plonge dans la solution les deux électrodes d'une pile, ces électrodes présentent une différence de potentiel, l'anode ayant une charge + et la cathode une charge —. Les cations — sont attirés par la catode + et les anions — par l'anode +.

Au contact des électrodes ils perdent leurs charges en saturant une quantité d'électricité égale à celle qu'ils portaient et que la pile doit fournir *de novo* pour maintenir aux électrodes leur différence de potentiel.

Lorsqu'on ferme le circuit d'une pile par un conducteur métallique, celui-ci conduit le courant sans éprouver aucun changement chimique. Dans le cas actuel, le phénomène est tout autre. Les solutions électrolytiques n'ont pas trace de *conductibilité* métallique, et leur conductivité est liée au transport des ions : c'est pour cela que le passage du courant ne peut se faire qu'avec décomposition de l'électrolyte. Ce serait se faire du phénomène une idée non conforme à la conception proposée que de concevoir un courant préexistant entraînant les ions : les ions sont attirés, en raison de leurs charges, vers les électrodes de signe opposé et ces déplacements des ions sont le courant lui-même.

On a objecté que les ions et leurs charges pourraient être un effet du courant, lequel scinderait les molécules et chargerait leurs éléments constituants. Cela est inadmissible, car : 1° φ', θ', Δ' et π' nous montrent les ions existants sans intervention d'un courant; 2° un courant, si faible qu'il soit, décompose toujours un électrolyte. Si le courant est très faible, la décomposition peut être très lente; si les électrodes se polarisent, il peut s'arrêter, mais la décomposition commence toujours. Avec des électrodes impolarisables, on a pu

décomposer de l'eau acidulée avec un voltage si faible qu'il fallait plusieurs mois pour obtenir 1^{cmc} d'H. Cela prouve que les ions préexistent dans la solution, car s'il n'en était pas ainsi, il faudrait une certaine énergie pour rompre les molécules et pour charger les ions, et la décomposition ne commencerait que lorsque le courant aurait fourni une énergie égale à cette limite inférieure.

Le fait que, dans son ensemble, la solution ionisée est électriquement neutre montre que les ions provenant de la dissociation d'une molécule ont des charges dont la somme algébrique est nulle. Cela permet de se faire une idée bien objective de la *valence* et de reconnaître l'égalité de charge de tous les ions, à un coefficient près, qui est celui de la valence.

Ainsi, parlant de la valeur des charges, on peut dire que NaCl étant neutre, $Na^{+} = Cl^{-}$.

De même, KCl étant neutre, $K^{+} = Cl^{-}$.

Donc $Na^{+} = K^{+}$, et ainsi de même, de proche en proche, pour tous les cations et anions monovalents.

D'autre part, dans $CaCl^{2}$, Ca devant saturer $Cl^{+} + Cl^{+}$ doit avoir une charge $- =$ deux charges $+$, ce qu'on exprime en écrivant $Ca^{--} = 2\ Cl^{+}$. De même, on a, dans $AzO^{4}H^{2}$, AzO^{4--} et $2H^{+}$, dans $PO^{4}NaH^{2}$, PO^{4---}, Na^{+} et $2H^{+}$, etc.

La charge de l'ion monovalent est considérée comme étant l'unité électrique la plus petite qui puisse exister, l'*électron*.

En résumé, on peut dire que toutes les charges

sont égales et que les ions portent un nombre de charges égal à leur valence.

Puisque les ions seuls, et non les molécules, conduisent le courant, la conductivité électrique μ dépend, non comme φ', θ', Δ' et π', du nombre total des particules libres (molécules + ions), mais du nombre des ions seulement, en sorte qu'elle mesure directement l'ionisation, la dissociation. Suivant la conception d'Arrhenius, μ est proportionnel au nombre des ions.

On mesure la conductivité en prenant l'inverse de la résistance exprimée en Ohms, soit au moyen d'un pont de Wheastone qui permet de comparer la résistance de la solution à une résistance connue, soit en notant directement (dans une expérience instantanée ou en renversant fréquemment les pôles pour éviter l'électrolyse et la polarisation) la force électromotrice E au moyen d'un voltmètre, et l'intensité I au moyen d'un ampèremètre et en appliquant la loi d'Ohm $R = \frac{E}{I}$. C'est le premier procédé qu'on emploie le plus souvent.

On est convenu de prendre pour mesure de la conductivité d'une solution la conductivité d'un cylindre de cette solution ayant pour hauteur 1^{cm} et pour bases 1^{cm^2}. Cette conductivité dépend du nombre d'ions contenu dans ce cylindre de 1^{cm^3}. Elle est donc fonction du degré de dissociation δ, mais ne donne pas d'indications immédiates sur ce degré. Si, en effet, l'on dilue une solution, sa dissociation augmente, mais moins vite que son

volume, en sorte que 1^{cm^3} contient moins d'ions et que sa conductivité diminue. Dans ce cas, la conductivité et la dissociation varient donc en sens inverse. Pour tirer de l'expression de la conductivité des indications simples et immédiates sur la dissociation, il faut lui donner une autre forme où il soit tenu compte de la totalité des ions que contient la solution. Un calcul bien simple en donne le moyen.

Soit α la conductivité d'une solution de concentration m. Si m molécules occupent 1 litre, 1 molécule occupera $\frac{1}{m}$ litres ou $\frac{1000}{m}$ cm³. Puisque chaque cm³ a la conductivité α, la solution entière (si l'on dispose l'expérience de manière que tous les cm³ soient traversés séparément par une portion du courant) aura pour conductivité $\frac{1000\,\alpha}{m}$. Cette expression nouvelle est ce qu'on appelle la *conductivité moléculaire* : c'est celle qu'on observerait si une quantité de solution contenant 1 molécule-gramme occupait dans le courant un cylindre n'ayant que 1^{cm} de hauteur et à base assez large pour contenir la molécule, quel que soit le volume de l'eau où elle est dissoute, afin que tous les ions participent de la même manière à la conduction du courant, quelle que soit la dilution. On représente la conductivité moléculaire par le symbole μ_ν; l'indice ν indique, en litres, le volume de solution qui contient 1 molécule-gramme.

Si on appelle N_ν et $N_{\nu'}$ les nombres d'ions

libres dans deux solutions contenant une molécule d'une même substance dissoute dans les volumes v et v' en litres, on a, d'après Arrhénius :

$$\frac{N_v}{N_{v'}} = \frac{\mu_v}{\mu_{v'}}.$$

A mesure que l'on dilue une solution, on voit sa conductivité moléculaire augmenter, mais non pas indéfiniment. A partir d'une certaine dilution, d'ailleurs très grande, μ atteint une limite qu'il ne dépasse plus. On pense qu'alors toutes les molécules sont ionisées, en sorte que le nombre des ions ne peut plus augmenter. On a atteint alors la conductivité moléculaire limite μ_∞. Dans ce cas, la formule ci-dessus s'applique encore et l'on a :

$$\frac{N_v}{N_{v'}} = \frac{\mu_v}{\mu_\infty}.$$

N_v représente toujours le nombre d'ions libres dans la solution considérée ; $N_{v'}$ représente le nombre total d'ions que fournissent les molécules dissoutes quand leur dissociation a été complète. Or, ce rapport est le même que celui du nombre des molécules dissociées au nombre des molécules dissoutes : il représente donc une autre définition de δ, en sorte que l'on peut écrire $\delta_v = \frac{\mu_v}{\mu_\infty}$, ce qui veut dire que le degré de dissociation δ d'une solution donnée est égal au rapport de la conductivité moléculaire de la solution à la conductivité moléculaire limite ou maxima de la même substance. La

valeur de $\mu\infty$ constitue pour chaque substance une constante physique qui a été mesurée pour un grand nombre de corps. Elle permet de calculer le δ d'une solution quelconque de ce corps (à la même température), lorsqu'on connaît la conductivité moléculaire de cette solution. C'est généralement par ce moyen simple et précis que l'on détermine δ et par suite le facteur *i*.

Voici un tableau des valeurs des conductivités moléculaires de quelques-uns des électrolytes les plus usités dans la parthénogénèse, en unités internationales, à 18°.

	$m = 0$ à 0,0001 ($\mu\infty$)	$m = 0{,}01$	$m = 0{,}1$	$m = 0{,}5$	$m = 1$
NaCl	108,99	101,95	92,02	80,94	74,35
KCl	130,10	127,34	122,43	102,41	98,27
HCl	....	370	351	....	....
LiCl	98,88	92,14	82,42	70,71	63,46
AzH^4Cl	133,6	....	....	....	....
AzO^3H	....	368	350	324	310
SO^4H^2	....	616	450	410	396
PO^4H^3	318	255	....	....	66
$C^2H^4O^2$	107	14,30	4,60	2,01	1,32
AzH^3	66	9,6	3,3	1,35	0,89
$C^2O^4K^2$	250,4	225,8	199,6	....	147,4
$CaCl^2$	230,4	206,8	186,6	149,8	135
$(AzO^3)^2Ca$	223,8	199	165	131,4	111,8
$(C^2H^3O)^2Ca$	165,6	143,8	108	72,6	52,6
SO^4Ca	229,8	154	....	....	....
AzO^3AzH^4	126,1	118	106,6	94,5	88,8
$MgCl^2$	230,2	202,6	169,4	143	126,8
$MgSO^4$	222,8	152,2	99	70,4	57,8
PO^4HNa^2	....	162	132	100,5	74
PO^4H^2K	....	88,5	79,1	69,6	64,2
PO^4H^3	....	255	149,4	71,9	66,6
NaOH	....	203,4	195,4	174,1	157

3. *Électrolyse.* — Le nombre μ fait connaître le nombre d'ions libres dans la solution *à un moment donné*, au moment précis de l'observation. Mais si on laisse passer pendant quelque temps un courant continu, les ions, peu à peu, s'accumulent aux électrodes et se séparent ainsi de la masse du liquide. Les conditions d'équilibre définies par la loi de Guldberg et Waage sont donc détruites : pour les rétablir, un nouvel essaim d'ions prend naissance par dissociation de nouvelles molécules; ces ions se portent à leur tour aux électrodes, de nouvelles molécules se dissocient encore, et ainsi de suite, tant qu'il y a des molécules en solution : c'est l'*électrolyse.*

L'électrolyse nous met donc sous les yeux et nous rend tangibles les ions que nous ne connaissions jusqu'ici que par leurs effets :

$$\varphi' - \varphi,\ \theta' - \theta,\ \Delta' - \Delta,\ \pi' - \pi, \text{ et } \mu.$$

Pour les corps binaires tels que NaCl, HBr, etc., il n'y avait pas d'incertitude, mais pour ceux formés de plus de deux atomes, il n'en était pas de même. C'est elle qui nous apprend que AzO^3H se dissocie en AzO^3 et H et non autrement. H^2O en H et OH, KOH en K et OH. SO^4H^2 en SO^4, H et H, PO^4Na^2H en PO^4, Na, Na et H, etc., etc., et nous permet de reconnaître que c'est toujours l'ion hydrogène ou métallique qui porte la charge + et l'autre atome ou groupe d'atomes qui porte la charge —.

Mais il faut tenir compte des réactions secon-

daires qui se produisent aux électrodes : Na y donne NaOH et H, SO^4 y donne SO^4H^2 et O, etc.

4. *Vitesse des ions.* — Lorsqu'on électrolyse une solution, au fur et à mesure que le liquide est décomposé, la concentration diminue. Il peut se faire que cette perte de concentration soit uniforme ou qu'elle ne le soit pas, et cette question mérite d'être examinée de près. Le lecteur se demandera peut-être quel intérêt il peut y avoir à se préoccuper de questions en apparence si étrangères à la parthénogénèse; mais il faut être patient, car ces questions de concentration nous amèneront à celle de la vitesse des ions et sont nécessaires pour faire comprendre ces dernières. Les vitesses différentes des ions nous conduiront à des notions sur leur grosseur relative, sur leur aptitude à traverser les membranes ou à être arrêtés par elles, toutes questions d'importance capitale dans les théories présentes et éventuellement dans les théories futures, et il y a intérêt à donner au lecteur sur ces sujets des idées parfaitement nettes. Quand la concentration est uniforme, si on sépare la solution en deux moitiés, correspondant chacune à une électrode, par une membrane perméable aux ions et imperméable aux molécules, on constate que la perte de concentration est, à chaque instant, la même dans les deux moitiés de la solution. Ainsi, si on électrolyse du SO^4K^2, on constate que, lorsque deux atomes de K ont été transportés à la cathode et une

molécule de SO^4 à l'anode, il manque $^1/_2$ molécule de SO^4K^2 dans chaque moitié de la solution. Si, au contraire, on électrolyse du NaCl on trouve que la perte de concentration est environ deux fois plus forte dans la moitié cathodique du bain que dans

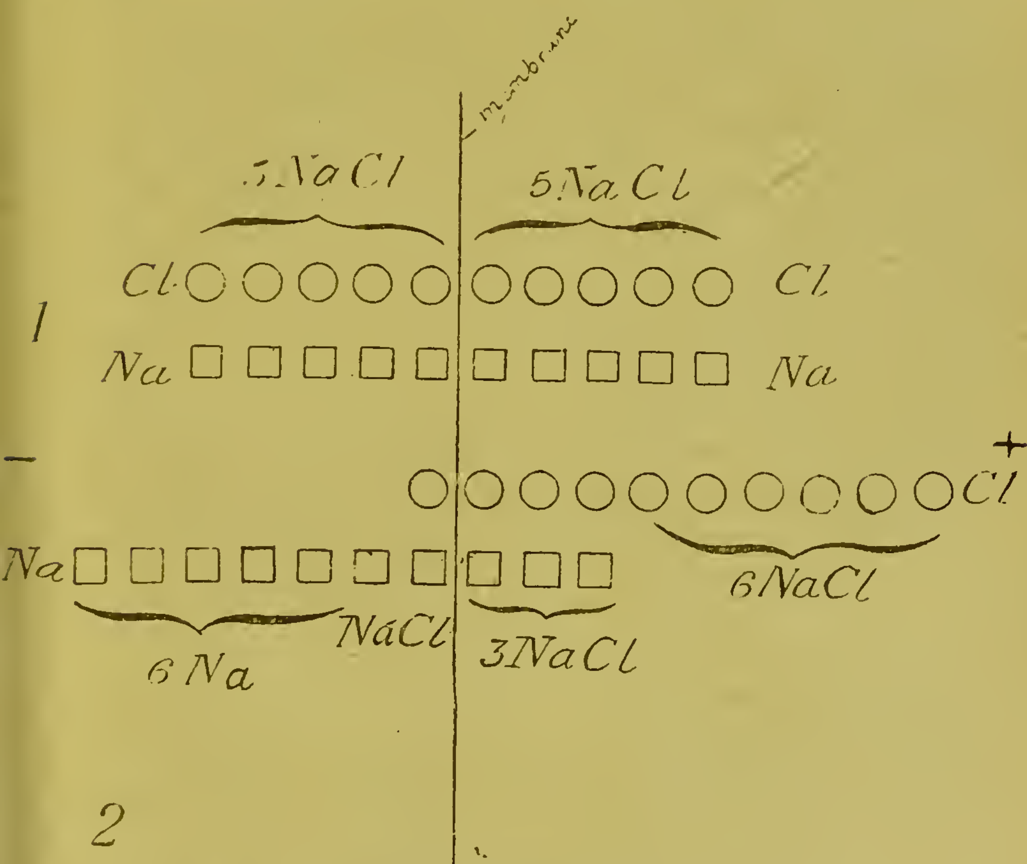


FIG. 20. — *Schéma des effets de passage du courant sur la distribution des ions.*

1, avant le passage du courant; *2*, après le passage du courant.

la moitié anodique. Cela tient à ce que, dans le déplacement des ions, l'anion Cl fait les $^2/_3$ du chemin et le cation Na $^1/_3$ seulement.

On peut s'objectiver la chose par le schéma ci-dessus (fig. 20). Avant le passage du courant, les

ions Cl et Na sont uniformément répartis des deux côtés de la membrane *m*. Si le transport des ions Cl et celui des Na se faisait avec la même vitesse, il y aurait symétrie des deux côtés de la membrane et le nombre des molécules non décomposées serait le même des deux côtés : c'est le cas du SO^4K^2. Mais si les ions Cl marchent plus vite que les Na, on voit qu'il sortira plus d'ions Cl du compartiment — qu'il ne sortira d'ions Na du compartiment +, en sorte que le nombre des molécules non décomposées sera plus grand dans le compartiment + que dans le compartiment —, et que la perte de concentration sera plus forte dans celui-ci que dans celui-là. On en conclut que les ions Cl ont une mobilité ou, comme on dit, une *vitesse* deux fois plus grande que les ions Na.

Les pertes de concentration aux deux électrodes peuvent être représentées par la fraction de molécule décomposée au niveau de chacune d'elles quand une molécule entière a été décomposée dans l'ensemble du bain ; et, pour chaque molécule décomposée, ces deux fractions sont complémentaires, leur somme étant égale à l'unité. Si donc on appelle n la perte de concentration à la cathode (facteur de transport de l'anion), $1 - n$ sera la perte à l'anode (facteur de transport du cation). La vitesse des anions υ et celle des cations υ' étant proportionnelles à ces pertes de concentration, on a la relation :

$$\frac{\upsilon}{\upsilon'} = \frac{n}{1 - n}.$$

Voici un tableau de valeurs n à la température ordinaire pour les électrolytes les plus usités dans la parthénogénèse :

	$m=0,1$	$m=0,3$	$m=0,7$	$m=1$
KCl	0,508	0,512	0,514	0,515
NaCl	0,627	. . . .	0,634	0,648
LiCl	0,700	. . . .	0,730	0,740
AzH^4Cl	0,508	. . . .	0,514	0,514
$CaCl^2$	0,680	. . . .	. . . .	0,690
$MgCl^2$	0,680	. . . .	. . . .	0,710
KI	. . . .	. . . .	0,511	0,511
NaI	. . . .	0,626	. . . .	. . . .
KBr	. . . .	. . . .	0,520	. . . .
SO^4K^2	. . . .	. . . .	. . . .	0,500
SO^4Na^2	. . . .	0,630	. . . .	0,640
$MgSO^4$	. . . .	. . . .	0,656	. . . .
CO^3K^2	. . .	. . . .	0,440	. . . .
CO^3Na^2	0,480	. . . .	. . . .	0,550
KOH	0,740	. . . .	0,740	. . . .
NaOH	0,840	0,800	. . . .	0,830
HCl	0,210	0,160	0,170	. . . .
SO^4H^2	0,210	. . . .	. . . .	0,170
AzO^3Na	0,614	. . . .	. . . .	. . . .

Les pertes de concentration n et $1 - n$ sont directement proportionnelles à l'intensité du courant ; il en est de même des vitesses absolues des cations et des anions, mais le rapport $\frac{n}{1-n}$ et $\frac{v}{v'}$, ce dernier exprimant les *vitesses relatives* des ions, en sont indépendants.

Ces mêmes rapports varient avec la concentration, mais, sauf pour les concentrations très fortes, la variation est peu accusée. Enfin la température, outre son influence sur δ, augmente la vitesse des ions.

La conductivité d'une solution a pour mesure la quantité d'électricité qu'elle peut transporter dans l'unité de temps. D'après la conception d'Arrhénius, cette électricité est transportée tout entière par les ions ; elle a donc pour facteurs, le nombre des ions, leurs valences et leurs vitesses.

Si donc la molécule est formée de z anions et de z' cations, ayant les valences φ et φ' et les vitesses υ et υ', m étant le nombre de molécules par litre et δ le degré de dissociation, il y aura $m\delta z$ anions et $m\delta z'$ cations, et les quantités d'électricité transportées dans l'unité de temps seront, à une constante près : $m\delta z\varphi\upsilon + m\delta z'\varphi'\upsilon'$. Soit K cette constante, on aura :

$$\mu = Km\delta(z\varphi\upsilon + z'\varphi'\upsilon').$$

Si la solution contient une seule molécule-gramme complètement dissociée, on aura $m = 1$, $\delta = 1$, et

$$\mu\ \infty = K(z\varphi\upsilon + z'\varphi'\upsilon').$$

Si la molécule est formée de 2 ions monovalents, $z = z' = 1$, $\varphi = \varphi' = 1$ et l'on a :

$$\mu\ \infty = K(\upsilon + \upsilon').$$

On peut au moyen d'une convention rendre cette formule simple applicable à tous les cas.

Remarquons d'abord que toujours $z\varphi = z'\varphi'$, car si un ion devient di- ou trivalent, il y en a 2 ou 3 fois moins dans la molécule que s'il était monovalent : ainsi, dans SO^4Mg comparé à SO^4Na^2, $1Mg^{++}$ tient la place de $2Na^+$. Le produit $z\varphi = z'\varphi'$ est

égal au nombre de valences de l'ion le plus valent de la molécule. Donc, sous la réserve qu'il faudra multiplier μ par la valence de l'ion le plus valent de la molécule, on peut considérer comme générale la formule ci-dessus. C'est pour cela que, dans les tables, on donne en général la conductivité de NaCl, de KOH, mais de $^1/_2$ SO^4N^2, $^1/_3$ Fe^2Cl^6, etc., ces coefficients $^1/_2$, $^1/_3$ signifiant que les valeurs de μ s'appliquent à des concentrations égales à $^1/_2$ ou $^1/_3$ de celles indiquées par m et que, pour avoir les valeurs de μ correspondant à la concentration m, il faut multiplier par 2 ou par 3 les nombres indiqués dans les tables. En d'autres termes, les valeurs de μ indiquées dans les tables supposent les valences ramenées à l'unité, et pour avoir les valeurs vraies de μ, il faut multiplier celles des tableaux par le chiffre de la valence de l'ion le plus valent de la molécule.

Le facteur K est la quantité d'électricité transportée par un ion-gramme (c'est-à-dire un poids d'ions égal au poids atomique ou moléculaire de cet ion) monovalent entre des électrodes distantes de 1^{cm}, avec une différence de potentiel de 1 volt. Cette quantité, indépendante de la nature de l'ion, est de 96537 coulombs.

Cette relation permet de déterminer les valeurs de υ et de υ'. Elle donne en effet :

$$\upsilon + \upsilon' = \frac{\mu}{K}.$$

D'autre part, de l'équation $\frac{\upsilon}{\upsilon'} = \frac{n}{1-n}$, on tire :

$$\upsilon = n(\upsilon + \upsilon'), \quad \upsilon' = (1-n)(\upsilon + \upsilon').$$

D'où :

$$\upsilon = \frac{n\mu}{K'}, \quad \upsilon' = \frac{1 - n\mu}{K}.$$

Il suffit donc, pour avoir υ et υ', de multiplier la conductivité moléculaire de la solution considérée par l'abaissement de concentration correspondant et de multiplier le produit par le facteur $\frac{1}{K} = \frac{1}{96537} = 0{,}00001035$. Si l'on ne veut que les vitesses relatives, le plus souvent suffisantes dans la pratique, on peut supprimer $\frac{1}{K}$ et écrire :

$$\nu = n\mu, \quad \nu' = (1 - \nu')\mu.$$

Voici un tableau des vitesses relatives des ions les plus usités en biologie. Pour avoir les vitesses absolues en centimètres par seconde, pour 1 volt par centimètre, en fonction de l'ohm international, il suffit de multiplier les nombres ci-dessous par le facteur 0,00001035.

Vitesses relatives des divers ions à 18° dans des solutions entièrement dissociées.

H = 318	Li = 33,4	SCAz = 56,6
OH = 175	AzH^4 = 64	PO^4H^2 = 33,5
Cl = 65,4	Mg = 92	$C^2H^3O^2$ = 35
Br = 67,6	Ca = 103,6	CHO^1 = 47
I = 66,4	Ba = 111	$C^3H^5O^2$ = 31
Fl = 46,6	AzO^3 = 61,8	C^2O^4 = 126
K = 64,7	SO^4 = 136,8	
Na = 43,6	CO^3 = 140	

Il est facile d'en calculer d'autres au moyen des tables donnant n et μ pour les diverses concentrations et les diverses températures, au moyen des formules ci-dessus.

Les vitesses des ions sont des constantes physiques que l'on pourrait être tenté de rapporter à des propriétés particulières, à des énergies propres des ions. Mais il est plus simple d'admettre, comme l'a suggéré Langevin, qu'elles dépendent du frottement contre le liquide solvant, et par conséquent du volume des ions : ainsi les ions les plus rapides seraient aussi les plus petits et l'échelle de leurs vitesses correspondrait à l'échelle de leurs tailles en ordre renversé. C'est à ce titre que les vitesses des ions sont intéressantes pour le biologiste.

Les ions H et OH sont de beaucoup les plus rapides et par suite les plus petits : tandis que les vitesses des autres ions se tiennent aux environs de 50, celle de OH atteint 167 et celle de H, 325.

Des conséquences importantes résultent de ce fait : 1° L'eau est le liquide dont les molécules sont de beaucoup les plus petites, ce qui explique qu'elle passe toujours à travers les membranes (à la condition qu'elle les mouille) plus facilement que les substances qu'elle tient en solution ; 2° Cela explique diverses particularités de l'électrisation de contact dont nous allons parler plus tard.

5. *Conception objective des ions.* — Comment concevoir la présence d'ions libres dans la solution?

Une première objection vient à l'esprit : si dans une solution de NaCl, il y a des Na libres, pourquoi ne décomposent-ils pas l'eau; s'il y a des Cl libres, pourquoi ne se révèlent-ils pas par leur odeur? On répond que ce qui décompose l'eau, ce n'est pas l'atome Na, mais la molécule Na^2, ce qui sent le chlore, ce n'est pas l'atome Cl, mais la molécule Cl^2. Les ions eux-mêmes diffèrent des atomes par leurs charges : l'ion Na est l'atome Na moins un électron négatif, en sorte qu'il garde une charge positive, et c'est pour cela qu'on le désigne par Na^+. De même, pour le chlore, l'atome est Cl, l'ion Cl^-. Deux ions Na^+ ou Cl^- se repoussant par leur charges de même signe, ne peuvent s'unir en une molécule Na^2 ou Cl^2. Ils le peuvent s'ils se déchargent au contact d'une source électrique de signe contraire, comme dans l'électrolyse; aussitôt ils repassent à l'état d'atomes, qui se combinent en molécules et leurs propriétés chimiques apparaissent. Nernst dit même expressément que les charges saturent les affinités chimiques. Tout cela cependant garde un caractère hypothétique; aussi, nombre de bons esprits, tout en reconnaissant les immenses services rendus par la théorie des ions et la façon remarquable dont elle cadre avec de nombreux faits, doutent qu'elle corresponde à la réalité.

La conception d'un certain nombre de molécules dissociées en présence d'autres molécules restées entières est aussi peu satisfaisante, parce qu'on conçoit mal cette différence d'état entre des molé-

cules identiques. On échappe à cette difficulté en admettant que ce ne sont pas certaines molécules qui sont ionisées, mais que toutes se rompent de temps à autre et se reconstituent un instant après; un ion Cl^-, par exemple, libre en ce moment, ayant été l'instant d'avant combiné avec un ion Na^+, tandis qu'il sera combiné l'instant d'après avec un autre ion Na^-. Il y aurait une sorte de danse incessante des ions se lâchant et se prenant en molécules, en sorte que, vu le très grand nombre des particules, le rapport de ceux qui sont libres à ceux qui sont associés reste invariable, puisqu'il dépend non du facteur temps, mais des conditions physiques de la solution et constitue le δ de la solution.

6. *Applications à la chimie et à la physiologie.* — Cela nous entraînerait trop loin de notre sujet de traiter en détail cette vaste question. Aussi ne ferons-nous qu'indiquer quelques faits pour montrer la haute importance de la théorie des ions.

Acides. — Dans une solution d'un acide AH (A étant l'anion), il y a des molécules AH, des ions A^- et des ions H^+. Ce sont ces derniers qui donnent l'acidité *actuelle* de la solution; les H combinés en molécules AH donnent l'acidité *potentielle*. Si, en effet, on enlève des ions H en les saturant par les ions OH d'une base, l'équilibre se trouvant détruit, de nouveaux essaims d'H deviennent libres et passent de l'état potentiel à l'état actuel, jusqu'à ce que tous les AH aient été disso-

ciés. La notion d'acide fort et d'acide faible devient objective. Au point de vue de l'acidité totale, une molécule d'acide acétique vaut une molécule d'acide azotique, puisque l'une et l'autre sont également saturées par une molécule de base. Mais l'acide azotique a une acidité actuelle plus forte que l'acide acétique parce qu'il est plus fortement dissocié et fournit plus d'H libres à un moment donné (Cf. p. 146, note). Il résulte de là qu'un acide pur, sans eau et par conséquent non ionisé, n'a aucune acidité actuelle, même à l'état liquide : on constate en effet que SO^4H^2 pur ne rougit même pas le papier de tournesol. Il en est de même si l'acide est dissous dans un solvant non ionisant, comme la glycérine.

Bases. — Les mêmes faits se retrouvent avec les bases.

Poisons, médicaments, antiseptiques. — Ici aussi l'activité est proportionnelle au nombre d'ions libres. Ainsi s'explique que les actions caustique, toxique, thérapeutique et antiseptique de Hg, par exemple, soient fortement atténuées dans l'excipient glycérine, que le chlorure d'Hg, très dissocié, soit plus actif que le bromure moins dissocié, et celui-ci plus actif que le cyanure qui l'est moins encore (sauf à tenir compte dans ce dernier cas de la toxicité surajoutée des ions Cy). L'addition de NaCl à $HgCl^2$ diminue son activité en abaissant la dissociation, etc., etc. La conductivité électrique, étant proportionnelle à la teneur en ions libres, mesure l'activité de la substance.

CHAPITRE VII

LES IONS DANS LA PARTHÉNOGÉNÈSE

1. Les ions-protéides de Lœb. — Les ions agissant comme catalyseurs. — Les ions agissant par leurs charges électriques et leur valence. — 2. La valence des ions dans les expériences de Delage. — Les expériences de parthénogénèse électrique.

Après cette longue digression, revenons à la parthénogénèse.

1. L'idée de l'action possible des ions fait son apparition dès les premières expériences de parthénogénèse artificielle de Lœb. Ce sont des expériences sur l'action du courant électrique et de certains sels sur l'excitation des nerfs et des muscles qui furent leur point de départ. Lœb pensa que les effets du courant pouvaient être dus à une action des ions et se proposa d'appliquer cette action possible aux œufs vierges, en vue de provoquer leur développement. Il se servit pour cela de différentes solutions ionisables : acides, alcalines, solutions des différents sels, et obtint des résultats avec $MgCl^2$. C'est sur ces expériences que fut basée la pre-

mière théorie faisant intervenir les ions dans une explication de la parthénogénèse, la théorie des *ions-protéides*, formulée par Lœb en 1900, et qui fut la première des interprétations qu'il donna à ces phénomènes, D'après cette hypothèse, les ions pénétrant dans l'œuf formeraient avec les substances albuminoïdes de celui-ci des combinaisons nouvelles, des ions-protéides; ces combinaisons résulteraient surtout du remplacement d'un ion par un autre et se traduiraient par une modification de la faculté du protoplasma d'absorber l'eau. Que les différents ions métalliques puissent avoir une action différente, Lœb l'avait vu dans ses expériences sur les muscles et les nerfs, l'ion Na exerçant une action toxique, les ions K et Ca, au contraire, une action antitoxique. Il l'a vu, un peu plus tard (en 1901) dans ses expériences sur le *Chætopterus* chez lequel il provoquait le développement sans changer de pression osmotique, simplement en augmentant dans l'eau la quantité des ions K (à l'aide de différents sels de K: KBr, $KAzO^3$, K^2SO^4); l'ion K joue dans ce développement un rôle spécial comme facteur excitant. Chez l'Astérie et l'*Amphitrite*, une action spécifique analogue est exercée pour la première par les ions H (dans le traitement par les acides), pour la seconde, par les ions Ca.

A la suite de ces expériences, une hypothèse nouvelle a été formulée par Lœb sur le mode d'action des ions: les ions ne joueraient pas le rôle de stimulants à proprement parler, car le. développe-

ment peut commencer spontanément sans eux, mais se poursuit avec une lenteur telle que l'œuf meurt avant de donner des larves. Les ions agiraient en accélérant ce développement, c'est-à-dire en qualité de catalyseurs.

Les expériences faites l'année suivante (en 1902) sur le développement des œufs *fécondés* d'Oursins, en vue de préciser davantage le rôle des ions, ont encore modifié les vues de Lœb sur leur mode d'action : il est arrivé à penser à ce moment que les ions agissent par leurs charges électriques, en modifiant celles des granules colloïdaux du protoplasma de l'œuf. Les charges électriques étant, d'autre part, proportionnelles à la valence des ions, chaque ion portant autant de charges qu'il possède de valences, on pouvait dire également que l'activité des différents ions est proportionnelle à leur valence. La toxicité des sels serait proportionnelle à la valence des anions ; l'action antitoxique, à la valeur des cathions ; dans les deux cas l'effet serait dû à tel ou tel changement dans la viscosité des colloïdes.

Mais cette conclusion devait être revisée par son auteur l'année suivante. L'étude de l'action des ions sur les mouvements des Méduses et sur les nerfs cutanés de la Grenouille, l'ont amené à douter de l'importance des charges électriques des ions et à ne plus rapporter à ces charges leur action excitante.

A partir de ce moment, ces idées n'apparaissent plus dans les théories de Lœb et il en fait com-

plètement abstraction dans l'exposé récent qu'il a donné de ses théories.

2. L'idée de la valence des ions comme cause de leur action a été, d'autre part, soumise par Delage (1908) à une vérification en vue de s'assurer si les solutions électrolytiques employées dans sa méthode de parthénogénèse, dont nous parlerons un peu plus loin, n'agissaient pas par les charges électriques de leurs ions.

Si les réactifs interviennent par les charges de leurs ions, on doit pouvoir remplacer un acide par une base polyvalente combinée avec des ions négatifs monovalents, et un alcali par un acide combiné avec un ion négatif polyvalent. Ainsi, l'acide phosphorique $(PhO^3)---H^3$, par exemple, qui se compose d'un ion électronégatif trivalent et de trois ions monovalents devrait agir comme un alcali, car les trois ions H monovalents ont une activité moindre que l'ion négatif polyvalent.

Or, cette substitution et d'autres encore expérimentées par Delage, comme le remplacement de l'acide par le ferrocyanure de potassium dont l'ion polyvalent est négatif, ne lui donnèrent aucun résultat. Il semblait donc bien en résulter que les acides et les alcalis interviennent par quelque autre propriété que la valence de leurs ions et, par conséquent, leurs charges électriques.

L'idée des charges électriques des ions n'a cependant pas été abandonnée, dès ce moment, par Delage : elle se retrouve dans ses expériences sur la parthé-

nogénèse électrique, dont nous avons parlé plus haut. Mais il ne s'agit plus ici d'une proportionnalité entre l'intensité d'action des ions et leur charge: il s'agit uniquement de la qualité + ou — de cette charge, une charge + étant supposée capable de remplacer l'acide, caractérisé par l'ion H +, et une charge — capable de remplacer l'alcali, caractérisé par l'ion OH —. Nous avons vu les résultats auxquels ces expériences ont abouti et les conclusions que leur auteur a tirées, en fin de compte, de leur répétition et de leur vérification.

Le rôle des ions apparaît encore dans d'autres expériences de parthénogénèse ou dans leurs interprétations: ce sont celles où les modifications de la perméabilité de la membrane protoplasmique de l'œuf sont considérées comme le principal facteur du développement. Ce sont là des recherches toutes récentes, que nous exposerons un peu plus loin, dans le chapitre consacré à ces conceptions.

CHAPITRE VIII

FACTEURS REPRÉSENTÉS PAR LES SUBSTANCES VIVANTES EMPRUNTÉES A L'ORGANISME

1. Expériences avec le sang, le sérum et la lymphe. Les expériences de Koulaguine, les premières expériences de Bataillon, celles de Guyer. Le sang comme réactif membranogène dans les expériences de Lœb. La nouvelle série d'expériences de Bataillon. — 2. Expériences avec le sperme. Expériences de Winkler, Gies, Godlewski, Lœb, Kupelwieser, Bataillon. Expériences de O. et G. Hertwig. — Conclusion.

Nous croyons utile de réunir dans un chapitre spécial les études concernant l'influence sur les œufs vierges de liquides organiques, tels que sang ou sérum, lymphe, sperme d'espèces étrangères, extraits des différents tissus, etc.

1. *Expériences avec le sang, le sérum ou la lymphe.* — C'est Koulaguine, en 1898, qui, le premier, expérimenta sur des œufs vierges d'Amphibiens et de Poissons l'action du sérum antidiphtérique ; il obtint des commencements de segmentation, mais ne tenta aucune explication de ce fait, sinon une vague constatation d'analogie avec l'action des spermatozoïdes.

Quelques années plus tard, Bataillon soumit à l'action du sérum des œufs de Grenouille et constata des commencements de développement; il expliqua ces résultats, de même que ceux antérieurement obtenus par Koulaguine, par son hypothèse générale : la déshydratation de l'œuf.

Un autre auteur fit également agir sur les œufs de Grenouille du sang et de la lymphe du même animal et avait obtenu non seulement des commencements de développement, mais, dans des cas favorables, même des têtards (Guyer, 1907). Mais l'interprétation donnée à ces résultats était trop extraordinaire, trop peu conforme avec tout ce que l'on sait du développement de l'œuf en général, et, de plus, plaçait ces phénomènes tout à fait en dehors de la parthénogénèse : Guyer expliquait le développement par la pénétration dans l'œuf des globules blancs qui se multiplieraient et formeraient les différents tissus de l'embryon, sans aucune participation du noyau de l'œuf lui-même.

Lœb, à son tour, fut amené par certaines de ses études sur les substances actives qui peuvent se trouver dans le spermatozoïde à penser que ce sont peut-être des substances protéiques, propres non pas aux spermatozoïdes seuls, mais pouvant se rencontrer également dans d'autres tissus du même animal ou même d'animaux différents. Guidé par cette idée, il réussit à provoquer la formation d'une membrane de fécondation, et même le commencement de segmentation, d'un œuf vierge d'Oursin, par le sang de certains vers

(Sipunculides). Le sang des Invertébrés n'était d'ailleurs pas le seul actif : celui d'animaux aussi éloignés des Oursins que le Lapin, le Porc, le Bœuf se montrait également capable (dans 10 °/₀ de cas environ) à provoquer la formation d'une membrane. Le pourcentage devenait beaucoup plus considérable, allant jusqu'à 70 et 100 °/₀, lorsqu'on augmentait la sensibilité des œufs à l'égard du sérum par des moyens tels que l'élévation de température (à 31°-34°) ou l'addition de certains sels tels que le $SrCl^2$. Le développement s'arrête rapidement si on se borne à ce traitement, mais si les œufs sont traités ultérieurement par une solution hypertonique, ils se transforment en larves. L'interprétation donnée par Lœb à ces expériences (1907-1910) est inséparablement liée à celle qu'il donne de son procédé de choix, celui sur lequel il base sa théorie tout entière ; nous ne pouvons donc pas l'exposer ici et nous sommes obligés de nous borner pour le moment à indiquer les seuls résultats de faits, en renvoyant le lecteur au chapitre consacré au système de Lœb.

Dans toutes les expériences que nous avons exposées jusqu'ici, le défaut principal était l'impossibilité de distinguer ce qui, dans le liquide organique employé, constituait l'élément actif. Les recherches de Bataillon, entreprises avec l'idée préconçue de l'action déshydratante du réactif et poursuivies pendant les trois dernières années, sont les seules qui aient donné quelques indications sur cette question, en même temps qu'elles

ont complètement modifié les idées de leur auteur sur la nature des facteurs intervenants.

Ces expériences, décrites par Bataillon dans une série de notes depuis 1910, sont assez complexes, et pour mieux les faire comprendre, nous allons les exposer dans l'ordre même où elles ont été faites, avec toutes les modifications et améliorations successives.

Dans les premières expériences, les œufs étaient retirés du corps d'une Grenouille prête à pondre (*Rana fusca*) et piqués à sec avec une aiguille très fine de verre, de platine ou de manganine ; on versait ensuite sur eux un peu d'eau bouillie aérée, de façon à ce qu'ils en soient recouverts. Tous les œufs se divisaient, mais la plupart (les 4/5 du total) irrégulièrement. Le développement pouvait aller très loin, puisqu'il y a eu même des éclosions de têtards (120 sur 10.000 œufs) mais la mortalité de ces têtards est très grande et 3 seulement parmi eux ont pu arriver à la métamorphose (v. fig. 21). Ils ont d'ailleurs péri, eux aussi, avant de s'être transformés en grenouilles, l'un par accident, les deux autres probablement parce qu'on a été dans l'impossibilité de leur fournir une nourriture bien appropriée.

Bataillon rapporta tout d'abord les résultats obtenus à l'idée qu'il avait, comme nous l'avons vu, toujours eue pour guide dans ses études sur la parthénogénèse expérimentale : il supposa que le traumatisme troublait en quelque façon l'équilibre de l'œuf et provoquait la sortie d'une petite quantité de liquide, ce qui, comme on le sait par

d'autres expériences sur d'autres œufs, est une cause capable d'amener le développement.

Sur la façon dont cette sortie du liquide pouvait agir, il émit l'hypothèse suivante. L'œuf au repos serait le siège d'une accumulation de déchets, de CO^2 surtout, et ce sont ces déchets qui l'empêche-

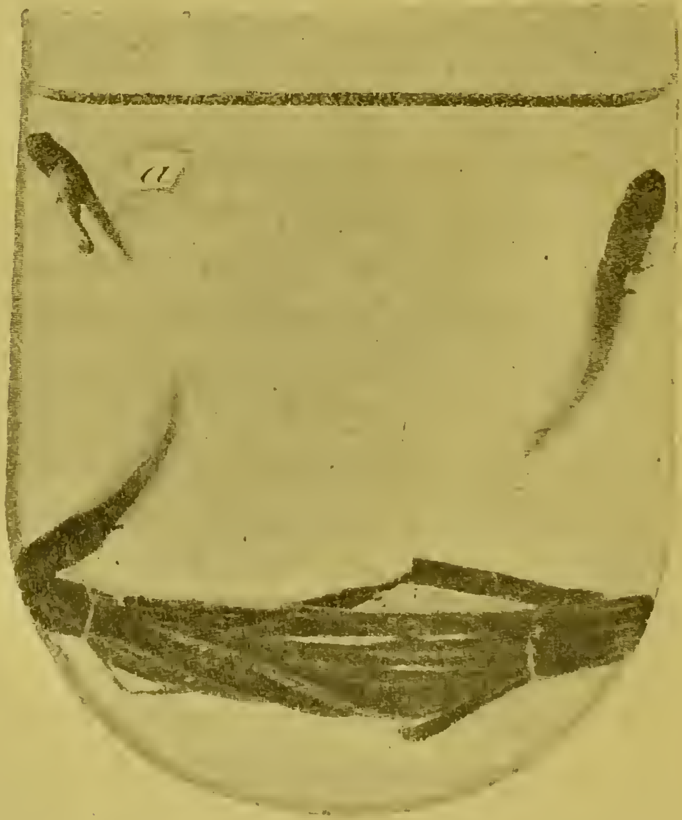


Fig. 21. — *Têtards parthénogénétiques* (d'après Bataillon). *a*, le plus âgé des trois, âgé de 81 jours.

raient d'entrer en segmentation. Les agents capables de produire la parthénogénèse (qu'ils soient mécaniques, chimiques ou autres) provoqueraient une contraction de l'œuf : il y aurait alors élimination d'un liquide qui entraînerait les déchets. L'idée de Bataillon revenait ainsi à celle d'une

réaction unique et générale de l'œuf à toutes les excitations quelles qu'elles soient, mais cette idée était plus approfondie, car elle comportait une tentative de préciser la nature de cette réaction unique : c'était une expulsion de liquide entraînant les déchets qui avaient été cause de l'inertie de l'œuf.

Certains résultats des expériences semblaient cependant contradictoires avec l'idée d'une simple action traumatique. Ainsi, la même méthode appliquée à d'autres espèces, surtout au Crapaud (*Bufo*), ne produisait qu'une légère excitation de l'œuf, suffisante pour le faire segmenter, mais non pour fournir des embryons. D'autre part, lorsque Bataillon essayait de se servir, au lieu d'une piqûre au stylet, d'une excitation électrique (chocs d'induction ou cautérisation à l'aide d'un galvanocautère) aucun développement ne se produisait. Quelle pouvait être la raison de ces résultats contradictoires? Bataillon conclut à l'existence d'un second facteur qui intervient dans les expériences sur la Grenouille et fait défaut dans celles sur le Crapaud, ainsi que dans celles où le stylet est remplacé par le choc d'induction ou la cautérisation. Ce second facteur, il le trouva dans le *sang* qui se trouve mélangé en petite quantité aux œufs retirés du corps de la Grenouille : si, au lieu d'obtenir ces œufs en ouvrant l'animal, on les fait sortir en comprimant le ventre, aucun développement ne peut être obtenu. Le sang doit avoir accès aux œufs et pénétrer dans leur intérieur ; c'est là la raison pour laquelle ni la cautérisation, ni une action électrique

ne peuvent être efficaces et qu'une *piqûre* est nécessaire. Quant aux tentatives faites sur le Crapaud (*Bufo calamita* et *B. vulgaris*), l'insuccès est dû précisément à ce que les œufs étant alignés en cordons peuvent être extraits rapidement, sans aucun contact avec le sang.

Ces conclusions furent confirmées par un grand nombre d'expériences : en badigeonnant les œufs de Grenouille avec le sang du même animal, ou avec celui d'une espèce étrangère (d'Amphibiens, de Poissons ou de Mammifères), Bataillon arrivait à améliorer beaucoup le résultat; en appliquant le même procédé aux œufs de *Bufo*, il obtenait, de même, des embryons en nombre considérable. Le sang pouvait d'ailleurs être remplacé par un autre liquide organique, tel que le sperme par exemple.

Pour le mode d'action de ce second facteur, le sang, Bataillon pensa qu'une substance agissant comme catalyseur se trouvait introduite avec lui dans l'œuf et que ce catalyseur, c'étaient peut-être des débris de la substance chromatique qui provoquaient la formation des figures de caryocinèse.

Des expériences toutes récentes (1913) lui permirent de préciser davantage ce point, ainsi que de donner à l'hypothèse de l'action des substances organiques des preuves expérimentales décisives.

L'auteur opère sur des œufs de Grenouille traités au préalable pendant 3 à 4 heures par une solution à 8,8 °/₀ de cyanure de K, pour les débarrasser de leur gangue qui empêche la piqûre. Ils sont ensuite lavés pendant une heure au moins (on peut

prolonger ce lavage beaucoup plus et même laisser les œufs dans le liquide pendant 24 heures) dans une solution de NaCl à 7 °/₀. Si l'on pique ces œufs tels qu'ils sont, on n'obtient pas une seule segmentation normale, mais si on les met en contact avec une substance organique telle que la pulpe fraîche de la rate de Cobaye (substance très bien appropriée à ces expériences) et qu'on les pique ensuite, on obtient des segmentations régulières et abondantes (souvent plus des 2/3 du nombre total des œufs). Cela prouve bien la présence indispensable de la substance organique.

Une seconde expérience permet de savoir quelle est la partie active dans le cas où c'est le sang qui est employé. On partage les œufs débarrassés de leur gangue en trois lots que l'on traite tous les trois par les parties différentes constituant le sang de cheval ; ce sang, défibriné, se dépose en trois couches : sérum, leucocytes et globules rouges, et on peut faire agir les trois éléments séparément. Le sérum ne fournit rien ; les globules rouges, auxquels sont mélangés en petit nombre des globules blancs, donnent tout au plus 1 °/₀ de segmentations ; mais les leucocytes provoquent la segmentation dans la majorité des œufs, jusqu'à 75 °/₀. Bataillon en conclut que ce qui est seul actif, c'est le leucocyte, l'élément nucléé, et que, dans cet élément, c'est le noyau qui est le facteur essentiel, le catalyseur de la segmentation. La question toutefois reste ouverte de savoir quelles sont les substances du noyau qui agissent ainsi.

2. *Expériences avec le sperme.* — Dans cette catégorie d'expériences, on a fait agir sur l'œuf vierge les substances mêmes que contient le spermatozoïde, mais sans que celui-ci puisse intervenir comme cellule vivante, c'est-à-dire en employant soit des spermatozoïdes d'une espèce avec laquelle le croisement est impossible, soit en se servant d'un extrait de sperme.

Dans les premières en date de ces expériences (celles de Winkler et de Gies, en 1900 et 1901), l'extrait était fait avec du sperme de la même espèce (*Echinus*, *Asterias*) ; plus tard, on fit agir le sperme, mort ou vivant, d'espèces très éloignées. C'est ainsi que Kupelwieser, dans ses expériences de 1908 et de 1909, fit agir sur les œufs de *Strongylocentrotus* et d'*Echinus* du sperme de Moule et observa des développements, quelquefois avec formation de membrane, quelquefois sans. Si les œufs où une membrane s'est formée sont placés d'abord dans une chambre froide, à une température de 8° à 10°, ensuite reportés dans l'eau de mer hypertonique, on peut même obtenir des développements allant jusqu'aux blastules nageantes. De même, dans les expériences de Godlewski (1910), avec le sperme de *Chætopterus*, on provoque une formation de la membrane, et, après l'action des solutions hypertoniques, un développement allant jusqu'aux pluteus

Lœb a essayé de même (1910) de faire agir sur les œufs de *Strongylocentrotus* du sperme mort de plusieurs espèces d'Etoiles de mer, après avoir, au

préalable, sensibilisé les œufs avec du $SrCl^2$. Il n'a obtenu des membranes de fécondation, en grand nombre (80 °/₀ des œufs), qu'avec une seule espèce d'Etoiles de mer, l'*Asterias*. En expérimentant avec un autre liquide organique l'extrait d'une portion du tube digestif, il obtenait également (avec, toujours, comme auxiliaire, le $SrCl^2$) des formations de membranes nombreuses chez *Asterias* (85 °/₀) et peu nombreuses chez les autres espèces employées (*Pycnopodia* et *Asterina*).

Les expériences plus récentes de Kupelwieser, faites avec des œufs d'*Echinus* et du sperme de Moule bien vivant, présentent un intérêt théorique considérable. Il se produit là comme une espèce de phénomène intermédiaire entre une parthénogénèse et une fécondation croisée. Le spermatozoïde de Moule pénètre dans l'œuf de l'Oursin ; il y a même le plus souvent pénétration de plusieurs spermatozoïdes, grâce à l'absence d'une membrane de fécondation. Lorsqu'un seul spermatozoïde entre dans l'œuf, on voit même son noyau s'acheminer vers le pronucleus femelle, mais aucune fusion des deux ne se produit : le noyau femelle se divise seul, tandis que le noyau mâle reste cantonné à un des pôles du fuseau caryocinétique et passe ensuite dans l'un des blastomères où il dégénère finalement. On ne peut pourtant pas dire que le spermatozoïde ne prend aucune part aux phénomènes nucléaires qui se passent dans l'œuf : c'est lui, au contraire, qui fournit les centrosomes, et non l'œuf, comme cela a lieu généralement

dans la parthénogénèse. Somme toute, cependant, le processus ressemble plutôt à une parthénogénèse, toutes les cellules de l'embryon étant constituées aux dépens de la substance cytoplasmique et de la substance nucléaire de l'œuf seul. Kupelwieser pense même que le centrosome de l'élément mâle, qui donne les centrosomes des figures caryocinétiques suivantes, est un simple granule composé d'une substance chimique spéciale, peut-être la même dans les spermatozoïdes de tous les animaux, car le sperme de Moule a été choisi par l'expérimentateur par hasard.

Certaines tentatives faites par Bataillon (1909) de croiser des Amphibiens anoures avec des Amphibiens urodèles (*Bufo* et *Pelodytes*, d'une part, *Triton*, de l'autre) ont donné des résultats analogues en ce qui concerne les phénomènes de division qui se passent dans la cellule. Comme chez Kupelwieser, c'est là une espèce particulière de parthénogénèse, et ce sont en partie ces expériences qui ont conduit Bataillon à sa méthode de parthénogénèse traumatique : l'idée de piqûre lui était venue d'abord comme un moyen pour faciliter la pénétration dans l'œuf du spermatozoïde d'espèce étrangère.

Plus récemment encore, certaines expériences particulièrement intéressantes furent faites par Oscar et Günther Hertwig.

O. Hertwig avait étudié, dans une série d'expériences, l'action exercée par le radium sur le développement des œufs *fécondés* (de Grenouille et d'Axolotl) et les rapports qui existent entre la

durée de cette action et le degré d'altération subie par l'embryon.

Dans les expériences actuelles, les auteurs soumettent à l'action du radium soit l'œuf, soit le spermatozoïde de *Rana esculenta*, avant leur réunion. Lorsque c'est le spermatozoïde qui est irradié, on observe dans le produit des altérations et des malformations d'autant plus accentuées que l'irradiation a été plus intense ou plus prolongée. Si l'irradiation a été par trop intense, tout développement est rendu impossible. Il en est de même pour l'œuf irradié, soumis à la fécondation par un sperme sain.

Mais laissons de côté le cas de l'œuf irradié que nous envisagerons plus loin, pour ne parler d'abord que de la fécondation d'un œuf sain par le spermatozoïde irradié.

Pour une irradiation pas trop poussée il y a proportionnalité (dans la mesure où l'on peut parler de proportionnalité en pareille matière) entre l'effet et la cause, c'est-à-dire entre le degré de l'irradiation et celui des malformations ; mais si l'on dépasse un certain taux d'irradiation, cette proportionnalité se renverse et l'on voit le produit se montrer d'autant plus normal que l'irradiation a été plus accentuée, au point que, à la limite compatible avec la vie du spermatozoïde, le produit est, sauf une certaine réduction de taille et peut être de vitalité, entièrement normal.

Les Hertwig donnent de ce fait en apparence si paradoxal l'explication que chacun eût soupçonnée,

mais dont ils ont eu le mérite de fournir la preuve expérimentale.

Tant que le spermatozoïde n'a été que médiocrement lésé par l'irradiation, il reste capable non seulement de féconder l'œuf, mais de fusionner sa chromatine avec la chromatine nucléaire de celui-ci, en sorte que le noyau de fécondation se trouve contenir une chromatine mixte dont une moitié a été altérée. En outre, cette chromatine, quoique altérée, n'a pas perdu sa faculté d'accroissement, en sorte qu'au cours de la segmentation et au cours des divisions ultérieures de l'ontogénèse, elle se répand, concurremment avec la chromatine maternelle saine, dans toutes les cellules, et, par suite de l'influence du noyau sur les processus morphologiques auxquels prennent part les cellules qui le contiennent, ces processus sont altérés, déformés et aboutissent à des anomalies, à des monstruosités. Rien de surprenant à ce que ces dernières soient plus ou moins proportionnelles au degré d'altération de la chromatine responsable.

Si l'altération du spermatozoïde a été poussée assez loin, la faculté de multiplication de sa chromatine baisse progressivement et finit par disparaître tout à fait, en sorte que la proportion de chromatine altérée va en diminuant de plus en plus dans le noyau mixte, et de même aussi diminuent ses effets sur les malformations de l'embryon. A la limite, lorsque l'irradiation a été poussée jusqu'au voisinage du degré où la mobilité du spermatozoïde et son pouvoir fécondateur lui-

même seraient menacés, la faculté de multiplication de la chromatine paternelle est tout à fait abolie et cette chromatine ne prend aucune part à la constitution des cellules ultérieures de l'embryon.

Les Hertwig ont démontré par des coupes sériées sans lacunes, que, dans le cas extrême dont il est ici question, le spermatozoïde entre dans l'œuf suivant les conditions normales, mais sa chromatine, au lieu de se fusionner avec celle du pronucleus femelle, reste inactive en un coin du cytoplasme et est reléguée dans l'un des blastomères à l'état de corps étranger, sans prendre part à aucune division. Toutes les cellules de l'embryon ont donc une chromatine d'origine exclusivement maternelle, parfaitement saine, ce qui explique l'absence de toute anomalie vraie dans le produit.

Il en est de même dans les expériences de G. Hertwig sur le croisement entre le Crapaud et la Grenouille : lorsqu'on féconde des œufs de Crapaud avec des spermatozoïdes sains de Grenouille, le développement ne dépasse pas les premiers stades ; il peut être conduit plus loin si les spermatozoïdes sont au préalable soumis à l'action du radium.

O. Hertwig considère avec raison le développement qui a lieu dans ces conditions comme parthénogénétique. Il compare l'action du spermatozoïde dans ce cas à celle de la piqûre du dard inanimé dans la parthénogénèse traumatique de Bataillon.

Ici, nous ne saurions le suivre dans cette interprétation. Bataillon a montré, en effet, que la par-

thénogénèse purement traumatique n'existe pas, et il n'y a rien, dans l'expérience des Hertwig, qui puisse être comparé à cette inoculation de lymphocytes dans l'œuf, qui intervient dans les expériences de Bataillon.

Quelle est donc la cause du développement dans ce cas ?

Hertwig a constaté sur ses coupes le gonflement du pronucleus mâle, même lorsqu'il est trop fortement irradié pour se prêter à l'amphimixie. Il est étonnant qu'il n'ait pas songé à tirer de cette observation sa conclusion naturelle. Nous avons montré (p. 126), que le gonflement du noyau du spermatozoïde était, dans la fécondation normale, le phénomène qui, en dehors de l'amphimixie, détermine le développement, c'est-à-dire, en somme, le processus parthénogénétique. Cela n'exclut pas, d'ailleurs, l'introduction par le spermatozoïde de substances cytoplasmiques, excitatrices du développement et totalement étrangères à la chromatine et à l'amphimixie.

Dans le cas où c'est l'œuf qui a été irradié, on observe des phénomènes tout à fait symétriques des précédents et en différant par le fait que, dans le cytoplasma ovulaire, le noyau vierge qui se développe est celui du spermatozoïde, d'où le nom de *parthénogénèse mâle* donné à ce phénomène. Ce processus est cependant moins caractéristique que celui de la parthénogénèse femelle, parce que, tandis que, dans cette dernière, l'embryon provient exclusivement de l'œuf, ici il provient du sperma-

tozoïde par le noyau et de l'œuf par le cytoplasma.

De ce que nous venons de dire résulte finalement ceci, qui est la conclusion à retenir des expériences des Hertwig, qu'un spermatozoïde trop fortement lésé peut déterminer un développement parthénogénétique qui se reconnaît à ce que le produit ne porte point la trace de la lésion spécifique de l'élément fécondateur.

Hertwig a constaté des faits analogues avec des spermatozoïdes altérés au moyen d'un traitement par le bleu de méthyle.

Les expériences de O. et G. Hertwig se rapprochent de celles de Bataillon et peuvent suggérer les mêmes conclusions sur le rôle des substances nucléaires, qu'elles soient empruntées au noyau d'un leucocyte ou à celui d'un spermatozoïde.

Nous ne savons rien jusqu'à présent sur la façon dont les substances organiques employées agissent. Il est à remarquer que dans les expériences sur les œufs d'Echinodermes leur efficacité s'est montrée constamment beaucoup moindre que celle des agents chimiques employés dans d'autres procédés. Au contraire, pour les Amphibiens, les seules expériences où le développement a pu être conduit presque jusqu'à la métamorphose, celles de Bataillon, se rattachent exclusivement à l'emploi de substances organiques, spécialement de celles des leucocytes. Si ces derniers agissent par une substance chimique, cette substance doit avoir une action spécifique sur tels œufs à l'exclusion de tels autres.

TROISIÈME PARTIE

LES GRANDES THÉORIES MODERNES DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE

CHAPITRE I

THÉORIE DE LŒB. — EXPOSÉ

1. But des recherches. — 2. Historique. Les premières expériences. Action des sels. Hypertonie. — 3. Découverte du traitement membranogène. — 4. La méthode actuelle. A) Première phase : le traitement membranogène. Cytolyse, agents qui la déterminent. B) Deuxième phase : le traitement hypertonique. — 5. La méthode hypertonique-alcaline. — 6. La parthénogénèse artificielle chez divers animaux. — 7. Conclusions générales relatives à la parthénogénèse et à la constitution du spermatozoïde. — 8. Conclusions générales sur la fécondation. — 9. La segmentation. — Synthèse de la substance nucléaire.

1. Nous avons déjà cité plus d'une fois le nom de Lœb dans notre exposé des différentes expériences de parthénogénèse. Son œuvre est en effet si considérable, si touffue, qu'on le trouve, dans ces recherches, à chaque pas et sous toutes les rubriques. Mais il n'en possède pas moins une

théorie d'ensemble qui se présente comme l'expression définitive de sa pensée. C'est cette théorie que nous allons exposer maintenant.

L'intérêt principal des expériences de parthénogénèse artificielle consiste, d'après Lœb, en ce qu'elles peuvent jeter quelque lumière sur le phénomène de la fécondation. L'action double du spermatozoïde qui suscite le développement de l'œuf et transporte en même temps avec lui les caractères héréditaires paternels peut être due, pense-t-il, à deux substances différentes; mais l'analyse chimique du spermatozoïde n'est pas assez avancée pour qu'on puisse pénétrer plus avant dans son mode d'action. Les expériences de parthénogénèse artificielle fournissent un moyen détourné pour l'étudier : on remplace l'action du spermatozoïde par celle de certains agents physiques et chimiques, et de la similitude dans les résultats obtenus, on conclut à la similitude du mode d'action. Naturellement, seule l'action « activante »[1] du spermatozoïde peut être ainsi imitée, l'influence sur la transmission des caractères nous étant absolument inaccessible.

2. Les premières expériences de Lœb, celles qui furent le point de départ de ses recherches ultérieures, datent de 1892; il expérimenta à cette époque l'action sur les œufs *fécondés* de l'Oursin

1. Lœb se sert du mot « activation » au lieu « d'excitation », qui lui paraît indiquer insuffisamment la nature physico-chimique des processus.

(l'*Arbacia*) de l'eau de mer, rendue hypertonique par addition de Na Cl : la déshydratation empêchait d'abord les œufs de se segmenter, puis, lorsqu'ils étaient reportés dans l'eau de mer ordinaire, elle provoquait leur division en plusieurs cellules à la fois. Les premières expériences sur des œufs *non fécondés* furent faites la même année que celles de Morgan (1899) et un peu plus tard que celles-ci. Mais tandis que Morgan, tout en faisant agir sur les œufs des solutions hypertoniques, considérait les segmentations obtenues comme de simples fragmentations anormales et ne songeait point qu'un développement pût en résulter, Lœb, averti par certaines expériences de physiologie qui lui avaient fait connaître l'action des différents sels, alla plus loin. Il pensa qu'en modifiant d'une certaine façon la constitution de l'eau de mer, on pouvait arriver à obtenir de véritables développements d'œufs vierges; il supposa, en particulier, qu'il y avait dans l'eau de mer naturelle quelque substance qui empêche ce développement, même lorsque, comme cela arrive souvent chez l'*Arbacia*, les œufs commencent à se segmenter spontanément. Il entreprit donc une série d'expériences dans lesquelles la composition de l'eau de mer était modifiée de diverses façons. Se fondant sur l'action physiologique des acides, il essaya de les faire agir sur les œufs, mais ces expériences échouèrent (la raison en était, comme il le vit plus tard, que les acides employés étaient minéraux et non organiques). Les alcalis, de même, ne

donnèrent que des résultats insignifiants, bien que sur les œufs *fécondés* ils aient montré une action stimulante, accélérant leur développement. Mais une troisième méthode réussit : c'était l'addition à l'eau de mer de MgC^2l, accompagnée d'une augmentation de pression osmotique. Il arrivait ainsi à obtenir des développements allant même jusqu'au stade pluteus. La méthode à employer était trouvée, et à partir de ce moment (1900) une ère nouvelle s'ouvrit pour ces recherches.

Les expériences sur l'*Arbacia* furent suivies d'autres, portant sur deux autres espèces d'Oursins : le *Strongylocentrotus purpuratus* et le *Strong. franciscanus*; ces deux espèces habitent près des côtes de Californie, tandis que l'*Arbacia* est un Oursin de Woods Hole, sur l'Atlantique. Les résultats obtenus avec les *Strongylocentrotus* étaient beaucoup moins constants, mais dans les cas favorables les expériences réussissaient non seulement avec $MgCl^2$, mais avec d'autres sels normalement contenus dans l'eau de mer, et aussi avec des substances telles que le sucre de canne et l'urée. Lœb reprit alors ses anciennes expériences sur l'*Arbacia* et constata que, là aussi, toutes ces substances se montraient actives et que, s'il n'avait pas réussi précédemment, c'est parce que ses premières solutions, mal préparées par un aide, n'étaient pas isotoniques, comme il l'avait cru, ou que, parmi ces solutions, celle de $MgCl^2$ était légèrement alcaline, tandis que les autres ne l'étaient pas.

Il conclut de ces expériences que l'*hypertonie seule* y était en jeu et que les substances déterminant cette hypertonie n'intervenaient en rien par leur nature chimique.

Cette première conclusion se trouva cependant bientôt modifiée : Lœb constata que la nature des sels produisant l'hypertonie n'est pas tout à fait indifférente, que NaCl, par exemple, produit à la longue une action toxique et que cette action est contrecarrée par KCl et $CaCl^2$; d'une façon générale, la solution serait d'autant plus favorable qu'elle se rapprocherait davantage de la constitution de l'eau de mer.

Cela apportait une première complication : à l'hypertonie venait se joindre la nature des sels. Une deuxième complication fut introduite par la considération de la plus ou moins grande alcalinité de l'eau. Déjà, dans ses expériences sur l'*Arbacia*, Lœb avait vu que l'action de l'hypertonie était d'autant plus forte que l'eau de mer était plus alcaline, c'est-à-dire que la concentration en ions OH y était plus forte, quoique cette alcalinité restât toujours très faible. Plus tard, en 1906, il arriva à se convaincre que si les expériences sur l'*Arbacia* de Woods Hole donnaient des résultats plus constants que celles sur les Oursins de Californie, c'était parce que l'eau des côtes californiennes était insuffisamment alcaline. Ce rôle important de l'alcalinité lui apparut nettement dans des expériences où les œufs étaient reportés, après l'action de la solution hypertonique, dans une eau de mer

artificielle *rigoureusement neutre* : pour obtenir des développements, il fallait alcaliniser la solution, en y ajoutant une faible quantité de NaOH. De même, en alcalinisant l'eau de la côte californienne, ce qui la rapprochait de celle de Woods Hole, il obtenait des résultats beaucoup plus favorables.

A la suite de ces expériences, Lœb conclut que deux facteurs intervenaient pour provoquer le développement parthénogénétique : la pression osmotique et la concentration en ions OH (1907).

3. Dans les expériences que nous venons de relater, les solutions hypertoniques amenaient bien les œufs vierges à se développer, mais ce développement n'était point la reproduction exacte de ce qui se passe dans la fécondation normale. D'abord, l'œuf ne s'entourait pas d'une membrane de fécondation ; de plus, les résultats étaient peu constants et les larves obtenues, au lieu de nager en pleine eau, rampaient au fond du vase. Lœb en conclut que ses expériences ne réalisaient qu'une partie de l'action du spermatozoïde, que les facteurs employés ne remplaçaient qu'un des agents qu'il contient, tandis qu'il en existe peut-être deux ou plusieurs. En cherchant quel pouvait être cet autre agent inconnu, il fut amené à essayer l'acétate d'éthyle, dont l'emploi lui avait été suggéré par certaines expériences sur l'action des éthers sur l'héliotropisme.

Il vit que, lorsque, après l'action de ce réactif, les œufs de *Strongylocentrotus purpuratus* étaient

reportés dans l'eau de mer normale, ils s'entouraient d'une membrane et montraient même un commencement de segmentation. Ils mouraient cependant avant d'arriver au stade blastula, à moins d'avoir été traités au préalable pendant deux heures par une solution hypertonique; dans ce cas, ils se développaient en larves nageantes.

Beaucoup d'autres substances se sont montrées capables de produire les mêmes effets : les acides gras, dont l'activité augmente avec le nombre d'atomes de C, d'autres acides organiques et même certains acides minéraux, tels que CO^2, les carbures d'hydrogène, puis des substances telles que le chloroforme, le benzol, le toluol, la créosote, dont il expérimenta l'action, en répétant les expériences faites plusieurs années auparavant par les frères Hertwig et par Herbst. Le fait que des substances si différentes avaient la même action l'amena à penser qu'elles agissaient non pas directement par leurs propriétés chimiques, mais uniquement par leur aptitude à former la membrane, qui serait ainsi la cause déterminante du résultat.

4. Un pas en avant dans l'organisation de l'expérience fut fait en intervertissant l'ordre primitivement suivi : pour se rapprocher davantage de ce qui se passe dans la fécondation naturelle, Lœb employa le traitement membranogène d'abord, le traitement hypertonique ensuite, et c'est ainsi que se trouva constituée sa méthode définitive. Voici le détail de cette méthode :

A) — *Première phase. Traitement membranogène.* — Les œufs sont placés, par une température d'environ 15°, pendant un temps variant de 1 minute 30 à 3 minutes dans une solution composée de 50^{cmc} d'eau de mer additionnée de 2,8^{cmc} d'une solution $\frac{n}{10}$ d'acide butyrique (acide gras auquel Lœb a recours de préférence); ils sont ensuite reportés dans l'eau de mer dans laquelle ils séjournent de 15 à 20 minutes ; on les place alors dans une solution hypertonique composée de 50^{cmc} d'eau de mer et de 8^{cmc} d'une solution de NaCl à 2 $^1/_2$ n, solution dans laquelle ils restent de 15 à 60 minutes.

A la suite de ce traitement, le développement ultérieur se passe dans l'eau de mer ordinaire. Pendant toute la durée du traitement, une aération suffisante doit être assurée aux œufs.

Quels sont les phénomènes intimes qui se passent dans les œufs lors de ces divers traitements et quel est le mode d'action des agents employés ?

La formation de la membrane constitue un premier acte dont l'importance est capitale pour tout le développement subséquent. C'est là un phénomène non pas chimique, mais purement physique, qu'on peut se représenter de la façon suivante : l'œuf vierge est entouré d'une mince enveloppe, une sorte de lamelle; sous cette lamelle, le cytoplasma de l'œuf est formé par des substances albuminoïdes à l'état d'émulsion, composées de particules plus solides en suspension dans un milieu relativement liquide. Lorsque la membrane se

forme, soit à la suite de la fécondation, soit à la suite d'un traitement approprié, cela tient à ce que la stabilité de cette émulsion a été rompue : il y a eu imbibition des substances albuminoïdes par l'eau environnante, gonflement et liquéfaction des particules qui étaient auparavant à l'état solide. Ce gonflement n'est pas une simple hypothèse ; lorsqu'on ralentit le processus par un abaissement de température, on peut voir sous le microscope la surface du cytoplasma se hérisser de vésicules qui deviennent de plus en plus grosses et confluent entre elles, soulevant en même temps la lamelle qui entourait l'œuf. Cette lamelle devient en même temps plus épaisse et plus imperméable pour les spermatozoïdes. Quelle est la modification qui s'effectue dans le cytoplasma pour permettre l'imbibition par l'eau? (fig. 22). L'auteur déclare que sur ce point on ne peut formuler que des hypothèses et il incline vers celle d'après laquelle les réactifs membranogènes produiraient une liquéfaction de substances grasses faisant partie de la surface de l'œuf[1].

1. Lœb cite, comme venant à l'appui de cette manière de voir, les recherches de v. Knaffl-Lenz qui suppose que le cytoplasma sous-jacent à la lamelle périphérique de l'œuf est formé de globules de substances albuminoïdes, entourés d'une couche protectrice de lipoïdes. Quand on fait agir sur l'œuf une substance qui dissout les lipoïdes, la couche protectrice serait enlevée et les globules albuminoïdes se gonfleraient et se liquéfieraient en s'imbibant d'eau; c'est ainsi que s'expliquerait l'action membranogène des substances qui sont des solvants de lipoïdes, telles que l'éther, le chloroforme, l'alcool, etc. (voir pour l'explication de la notion de *lipoïdes* p. 228).

Lœb voit dans le processus de la formation de la membrane une cytolyse, mais une cytolyse qui

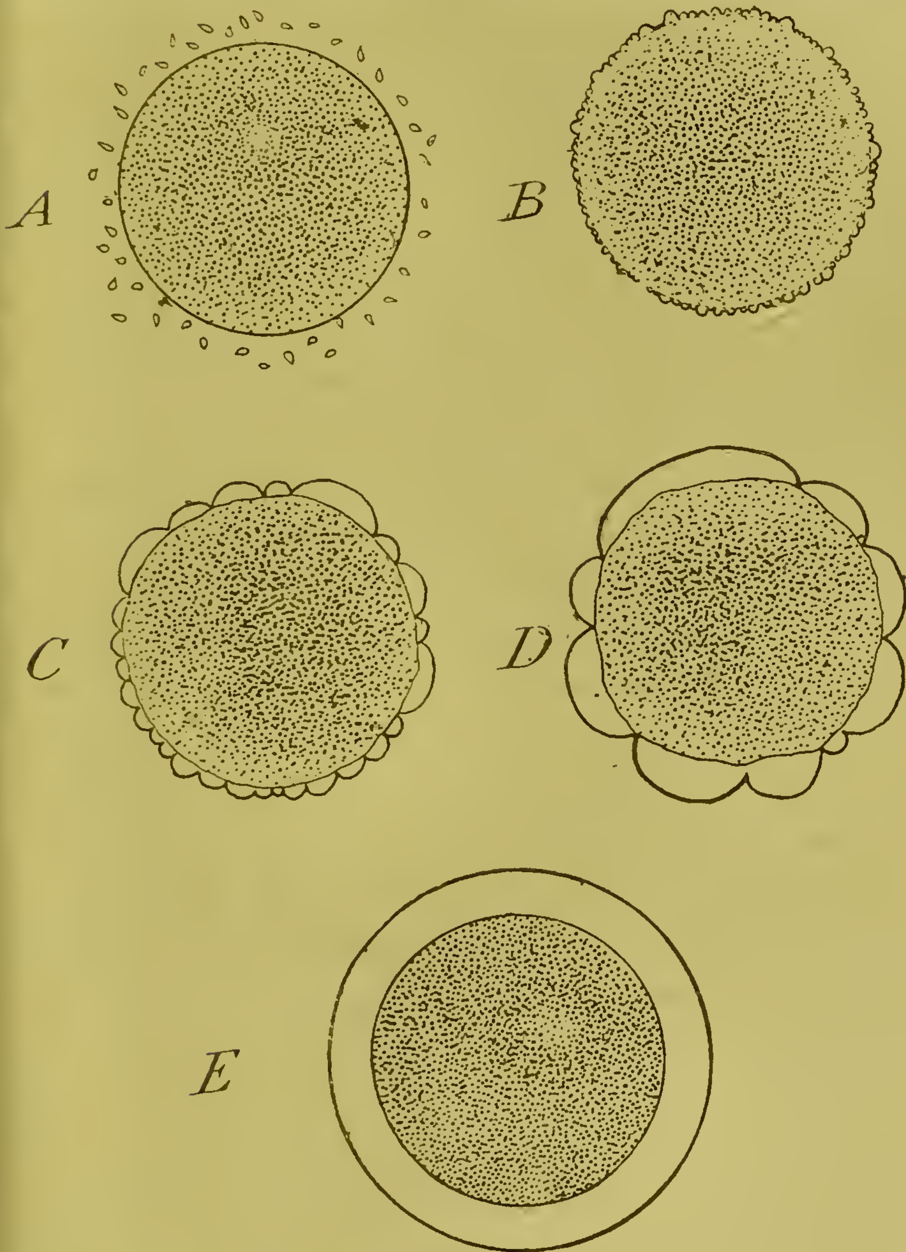


FIG. 22. — *La formation de la membrane vitelline d'après Lœb.*
A, œuf entouré de spermatozoïdes ; B, C, D, aspects successifs de la membrane ; E, membrane formée.

s'arrête à une certaine profondeur, sans atteindre l'œuf tout entier : c'est là un des points

fondamentaux de la théorie. L'identité des deux phénomènes est démontrée par un grand nombre de faits. L'aspect du phénomène (formation de vésicules, leur confluence, etc.) est le même, au début, dans les deux cas. De nombreuses expériences montrent, ensuite, que les substances qui ont une action cytolytique sont en même temps capables de provoquer la formation de la membrane dans un œuf vierge. Ces substances sont très nombreuses : les acides gras, la saponine, la solanine, la digitaline, les sels d'acides biliaires, les savons, les solvants des graisses, la chaleur, l'eau distillée, etc. Lorsque ces substances sont employées à dose faible ou pendant peu de temps, leur action se trouve limitée à la surface de l'œuf et une formation de la membrane en résulte; à dose plus forte ou par une action plus prolongée et pénétrant plus profondément dans l'intérieur de l'œuf, elle provoque la cytolyse.

Il en résulte donc que les substances déterminant la formation de la membrane amènent dans l'œuf des processus qui, s'ils ne sont pas arrêtés à temps, entraînent sa mort.

5. Nous avons vu que, dans le procédé employé par Lœb (acide butyrique comme agent membranogène), la membrane se forme, non pas dans le réactif même, mais dans l'eau de mer qui sert au lavage des œufs avant leur transport dans la solution hypertonique. Il faut d'ailleurs, pour cela, que cette eau soit légèrement alcaline : dans un mé-

lange *neutre* des sels de l'eau de mer, il ne se forme pas de véritable membrane, mais quelques vésicules seulement. L'alcalinité de la liqueur dans ce traitement intermédiaire est nécessaire aussi pour que les œufs puissent se développer par la suite sous l'influence de la solution hypertonique. En effet, si on remplace l'eau de mer ordinaire par un mélange neutre de ses sels, la solution hypertonique devient sans action. Une autre condition nécessaire au développement est la présence, dans ce même liquide intermédiaire, de l'O libre. En quoi ces deux conditions sont-elles nécessaires? Lœb déclare que, pour que l'œuf puisse se développer, il doit se produire dans son sein des oxydations ; ces oxydations sont favorisées par l'O libre et les ions OH, lorsqu'ils arrivent à y pénétrer. L'acide gras a facilité leur pénétration ; il serait plus exact de dire qu'il a simplement facilité leur *diffusion*, car, même avant tout traitement, l'œuf n'était pas imperméable pour ces ions. Voici une expérience qui le montre: lorsqu'on place pendant quelques minutes, des œufs vierges dans une solution alcalinisée de NaCl et si on les féconde aussitôt après, la plupart des œufs meurent avant d'arriver au stade blastula, tandis que si, entre le traitement par la solution alcalinisée et la fécondation, on place les œufs dans l'eau de mer normale, les ions OH qui, dans le premier cas, avaient pénétré dans leur intérieur et modifié leur constitution, ont le temps maintenant de diffuser dans l'eau environnante, les œufs reprennent leur état

primitif et la fécondation donne des résultats normaux.

Ce n'est donc pas en modifiant la *perméabilité* des œufs pour les ions OH que le traitement membranogène facilite les oxydations dans l'intérieur de l'œuf, mais bien par quelque autre moyen sur lequel on ne peut faire que des hypothèses, mais qui, dans tous les cas, rend les œufs plus sensibles aux ions OH qui peuvent se trouver dans son milieu. Ce qui le prouve, c'est que, sur deux lots d'œufs dont les uns avaient été soumis au traitement membranogène et les autres non, les premiers périssent beaucoup plus rapidement dans une solution de NaCl à laquelle on a ajouté du NaOH. Il en est de même lorsque la membrane est due, non à un moyen artificiel, mais à la fécondation : les œufs fécondés subissent dans ces conditions la cytolyse plus rapidement que les œufs vierges[1].

Cherchant à pénétrer plus profondément dans l'intimité du mode d'action du réactif membranogène, Lœb suppose qu'il existe, à la surface du cytoplasma ovulaire, une substance qui empêche dans l'œuf au repos la diffusion des ions OH et qui se laisse gonfler ou dissoudre par l'acide, comme cela

1. Déjà, dans des expériences antérieures (1900) sur l'*Arbacia*, Lœb avait montré, d'ailleurs, que si l'on traite les œufs par un acide (HCl) et qu'on les transporte ensuite dans l'eau de mer normale, légèrement alcaline, ils commencent à se segmenter, ce qui, en l'absence de l'acide, exige une alcalinisation artificielle. Une faible alcalinité produit donc la même action, après traitement par un acide, qu'une alcalinité plus grande sans lui.

arrive pour le chorion de l'œuf d'Oursin et de tout autre œuf, en général. La dissolution de cette substance amènerait la formation de la membrane et en même temps rendrait l'œuf suffisamment accessible à l'action de l'O et des ions OH. Il en résulterait une alcalinisation qui augmenterait les oxydations nécessaires au développement de l'œuf et en même temps accélérerait certains dédoublements.

On pourrait aussi supposer, dit Lœb, que l'action cytolysante de l'acide rend active une substance localisée dans la couche corticale de l'œuf et nécessaire au développement, mais qui était auparavant dans l'impossibilité d'agir.

Quoi qu'il en soit, c'est en cela que consisterait le lien entre la formation de la membrane et l'activation de l'œuf. Et cette activation elle-même consisterait à provoquer les oxydations nécessaires.

Ces oxydations, d'après Lœb, ne doivent pas, d'ailleurs, aller trop loin. Elles doivent être arrêtées à un moment *précis*, qu'il est arrivé à déterminer dans les expériences où, après avoir provoqué la formation de la membrane et avant que l'œuf n'entre en segmentation, il fait intervenir la privation d'oxygène ou l'addition de KCAz. Il ne faut pas que le traitement par KCAz intervienne *aussitôt après* le traitement membranogène : un certain intervalle est nécessaire, le meilleur résultat étant obtenu avec un intervalle de 43 minutes : tous les œufs se développent alors en larves,

même sans action ultérieure d'une solution hypertonique.

La première partie de la méthode parthénogénisante employée par Lœb peut donc être résumée ainsi : 1° cytolyse de la couche superficielle de l'œuf, consistant en gonflement et liquéfaction de substances albuminoïdes, mais ne se manifestant qu'après le transport de l'œuf dans l'eau de mer alcaline; 2° formation de la membrane et, simultanément, diffusion dans l'œuf de l'O et des ions OH ; 3° oxydations provoquées par cette diffusion.

Le sort ultérieur de l'œuf dépend de l'étendue de ces oxydations. Lorsque celles-ci sont arrêtées par un moyen quelconque (action de KC Az, par exemple), l'œuf reste en vie pendant quelque temps, parce qu'il devient le siège d'hydrolyses qui lui permettent de se débarrasser de certaines substances particulières qui, si les oxydations n'étaient pas arrêtées, détermineraient la cytolyse.

B) — 2e *phase. Traitement hypertonique.* — Dans le procédé ordinaire, les oxydations sont, non pas arrêtées, mais modifiées d'une certaine façon lors de la seconde phase du traitement, par la solution hypertonique[1]. Quel est le mode d'action de cette dernière? D'abord, elle est, d'après Lœb, non plus physique, mais *chimique* (comme le montre la considération des coefficients de température), et,

1. Cette solution est, comme nous l'avons vu, un mélange d'eau de mer avec une solution de NaCl.

plus exactement, elle est une action d'*oxydation* ; ce qui le prouve, c'est que la solution hypertonique, contrairement aux réactifs acides dans le traitement membranogène, n'est active qu'en présence de l'O libre : la soustraction d'O ou l'addition de KCAz annihile son action. Déjà dans les expériences antérieures, au moment où il s'agissait de provoquer le développement des œufs vierges par la solution hypertonique seule (1906). Lœb avait constaté que, prolongée trop longtemps, l'action de cette solution amenait la cytolyse et que celle-ci pouvait — comme dans l'action des acides gras, étudiée plus tard — être arrêtée par la privation d'oxygène ou l'addition de KCAz supprimant les oxydations. Il s'agit donc, ici aussi, d'oxydations, et, ces oxydations, il faut aussi les laisser durer un temps très précis. Si la solution hypertonique (à la suite du traitement par les acides gras) n'agit pas assez longtemps, elle n'arrête pas la cytolyse; si elle agit trop longtemps, il se produit des larves anormales. Pour l'expliquer, Lœb émet l'hypothèse que la solution hypertonique amène la formation dans l'œuf de certaines substances qui orientent le développement dans la bonne voie : il faut à ces substances un certain minimum de temps pour se former, mais, si l'action se prolonge, elles se forment en trop grande quantité et, au lieu d'être utiles, deviennent nuisibles.

Nous avons déjà vu que les solutions hypertoniques n'étaient actives qu'à la condition d'être

alcalines : l'alcalinité favorise les oxydations, et, en augmentant dans la solution la concentration des ions OH, on peut diminuer la durée du traitement.

Les deux traitements, membranogène et hypertonique, peuvent être employés dans n'importe quel ordre, mais la solution hypertonique doit agir plus longuement dans le cas où elle est employée la première.

Par analogie, Lœb conclut que, dans la fécondation normale, le spermatozoïde renferme deux substances : une membranogène, cytolysante, l'autre qui corrige l'action de la première.

6. Nous avons vu que la solution hypertonique doit également être alcaline. En cherchant à dissocier ces deux propriétés, Lœb fut amené à des résultats passablement imprévus qui sont les suivants : en soumettant les œufs successivement à l'action d'un liquide uniquement hypertonique, la solution de Van t'Hoff additionnée de NaCl pendant un temps assez long (130 à 170 minutes), puis à celle de l'eau de mer alcalinisée par addition de NaOH, il put obtenir de nombreux développements. Lorsqu'il compara ce procédé au procédé-type, il conclut que le liquide alcalin remplaçait le réactif membranogène, et l'eau de mer hypertonique, la solution hypertonique, mais l'ordre de l'application des deux traitements est renversé. Si on applique d'abord le traitement alcalin et ensuite le traitement hypertonique, pour se rapprocher ainsi davantage

de ce qui a lieu dans la nature, la durée du traitement peut être abrégée et les résultats améliorés. Une différence, cependant, subsiste entre ce procédé et le procédé-type : c'est que, tandis que le traitement par l'acide gras n'exige pas la présence d'O libre, ce dernier est nécessaire ici aux deux phases de l'expérience : la phase alcaline et la phase hypertonique.

Pour expliquer le mode d'action de l'alcali remplaçant l'acide gras, Lœb suppose que l'alcali accélère les oxydations et conduit ainsi, indirectement, à la formation d'un acide ou d'une autre substance cytolysante. Ce serait peut-être parce que cette action est indirecte que l'alcali demande pour agir plus de temps que l'acide gras du procédé ordinaire.

7. Le procédé que nous venons de décrire un peu longuement correspond au *Strongylocentrotus*, où le développement est particulièrement difficile à obtenir.

Chez certains animaux, comme par exemple l'Étoile de mer, la parthénogénèse est provoquée plus facilement que chez l'Oursin : les réactifs membranogènes suffisent ici pour mettre en train le développement sans qu'il soit besoin d'une intervention de la solution hypertonique. De même chez certains Annélides (*Polynoë*), chez des Mollusques (*Lottia*, *Acmæa*), on obtient des développements au moyen des substances cytolytiques (telle que la saponine) ou des solutions alcalines, hypertoniques ou non, suivant les animaux. Parmi ces développe-

ments, certains se produisent directement, sans formation de membrane.

8. Si nous jetons un coup d'œil d'ensemble sur toutes ces expériences, voici à quelle conclusion générale nous voyons Lœb arriver. Chez tous les animaux où la parthénogénèse a pu être obtenue expérimentalement et dans tous les procédés qui ont servi pour l'obtenir, le mode d'action est le même, avec des différences dans le degré d'efficacité et dans le stade auquel le développement des larves est parvenu. Ce mode d'action commun se réduit, en définitive, à la faculté de provoquer la cytolyse.

Le spermatozoïde agissant de la même façon dans la fécondation normale, Lœb trouve naturel de supposer que la substance capable de provoquer la formation de la membrane (bien qu'il n'ait pas réussi à l'isoler du sperme) se trouve non seulement dans le spermatozoïde, mais dans différents autres produits organiques. En effet, les expériences faites par l'auteur avec le sang de certains Vers (Géphyriens, Annélides) et avec le sérum de Mammifères montrent qu'ils contiennent une substance capable de provoquer dans l'œuf d'Oursin la formation de la membrane et le développement. Sur la nature de cette substance, Lœb déclare ne pouvoir rien préciser; diverses expériences montrent seulement qu'elle n'est ni un acide, ni un carbure d'hydrogène. Ce n'est pas une substance cytolysante, car, bien qu'elle conduise à la formation

de la membrane, elle n'est pas capable de provoquer la cytolyse, à moins qu'on ne suppose que cette action cytolysante est empêchée de se manifester par le fait que la membrane, dès qu'elle est formée, s'oppose à la pénétration de nouvelles quantités de cet agent. Cependant, l'action plus prolongée du sérum est nocive pour les œufs, mais elle s'expliquerait par la présence de bactéries.

9. L'auteur se demande alors ce qu'on peut conclure de tout cela, relativement à la fécondation normale.

Des expériences de fécondation d'œufs d'Oursin par des spermatozoïdes d'Étoile de mer ont permis de dissocier l'action membranogène et l'action fécondante du spermatozoïde. Chez certains œufs, le spermatozoïde reste seulement *en contact* avec l'œuf, sans pénétrer dans son intérieur; dans ce cas, il y a seulement formation de la membrane, sans segmentation ultérieure. Chez d'autres, au contraire, il y a pénétration du spermatozoïde et apparition du pronucleus mâle et, dans ce cas, le développement va jusqu'à la forme larvaire. En superposant à l'action du spermatozoïde d'Astérie un traitement par la solution hypertonique, on améliore les résultats et on obtient des larves normales, par le fait, sans doute, que les œufs qui se seraient arrêtés à la formation de la membrane poursuivent leur développement et se segmentent; dans ce cas, le spermatozoïde jouerait le rôle de l'acide gras du procédé-type.

Dans la fécondation *normale*, le spermatozoïde, combinant les deux actions, provoquerait le développement par deux agents : 1° une lysine amenant la formation de la membrane et agissant d'une façon analogue aux acides gras [1]; 2° un agent inconnu, agissant comme la solution hypertonique, c'est-à-dire orientant le développement dans la bonne voie. — La lysine ne peut atteindre l'œuf que par l'intermédiaire du spermatozoïde qui traverse le chorion : on a beau faire agir sur les œufs pendant aussi longtemps qu'on voudra du sperme chauffé, mort, aucune membrane ne se montre, même si on prend du sperme de la même espèce; au contraire, avec du sperme vivant, même d'une espèce étrangère (comme dans les expériences que nous venons de décrire), on obtient des membranes. Le spermatozoïde sert donc de véhicule nécessaire pour la lysine [2].

1. Cette lysine se trouverait à la périphérie du spermatozoïde et se trouverait absorbée par l'œuf dès son contact avec celui-ci; de là, formation de la membrane.

2. Comme les réactifs parthénogénisants, le spermatozoïde agirait en accélérant les oxydations dans l'œuf, soit en apportant avec lui un catalyseur d'oxydations, soit en supprimant un obstacle à ces oxydations, peut-être des antiferments. La dernière éventualité serait plus probable, car les expériences où l'on superpose la fécondation et le traitement parthénogénisant montrent qu'au lieu d'être accéléré (ce qui serait le cas s'il y avait apport de substances actives des deux côtés), le développement est ralenti. Le ralentissement ne s'explique pas, mais la non-accélération peut s'expliquer. En effet, s'il s'agit d'un facteur empêchant, une fois qu'il est écarté, on ne peut faire rien d'utile en plus, tandis que s'il s'agissait d'un facteur favorable, on pourrait intensifier son action en augmentant sa dose.

10. Une fois le développement mis en train, soit par l'action du spermatozoïde, soit par celle d'un réactif parthénogénisant, l'auteur se demande quels sont les processus chimiques qui sont au fond du phénomène morphologique de la segmentation?

Les oxydations accélérées ont d'abord, d'après lui, pour effet d'entraîner les substances toxiques produites par les dédoublements dont l'œuf est le siège [1]. Or, ces dédoublements sont la condition nécessaire du phénomène essentiel de la segmentation et de la multiplication cellulaire : l'accroissement de la masse nucléaire relativement à celle du cytoplasma [2].

1. Ces dédoublements sont beaucoup plus actifs dans l'œuf fécondé que dans l'œuf vierge, c'est ce qui explique que le premier est beaucoup plus facilement atteint par la privation d'O ou l'addition de KCAz que le second.

2. Cette synthèse des substances nucléaires se produirait de la façon suivante :

D'après les recherches des chimistes, surtout de Burian (1906), le noyau est formé d'un sel résultant de la combinaison de l'acide nucléinique avec la protamine ou l'histone; l'acide nucléinique est composé d'acide phosphorique, des bases puriniques et des hydrates de carbone; son acide phosphorique provient du dédoublement de la lécithine (composée d'acide phosphorique, d'acides gras et de la glycérine). La lécithine fournit ainsi l'acide phosphorique de la nucléine et aussi ses hydrates de carbone. La présence d'O est nécessaire pour que la synthèse d'acide nucléinique se fasse; on suppose que c'est parce qu'elle est accompagnée de synthèses oxydantes ou parce que les produits des hydrolyses doivent être oxydés (soit pour être entraînés, soit pour former des composés utiles). D'ailleurs, ces dernières conclusions des chimistes ne sont pas certaines et il est impossible de préciser pour le moment de quelle façon le manque d'O empêche la formation des substances nucléaires.

Ces dédoublements et ces synthèses résulteraient, d'après Lœb, de l'action d'enzymes qui se trouvent dans le noyau et sur lesquels on ne connaît encore rien. Dans les procédés de parthénogénèse artificielle employés par lui, il se pourrait, selon lui, que ce fussent les ions OH qui joueraient le rôle d'enzymes. Les divisions, une fois commencées, se continueraient par l'effet d'une autocatalyse.

CHAPITRE II

THÉORIE DE LOEB. — CRITIQUE

1. L'historique donné dans le dernier livre de Lœb. Les lacunes; l'action spécifique des ions, la théorie des ions-protéides, les charges électriques. Le point de vue exclusivement personnel. — 2. Le mode d'explication des phénomènes. Les substances hypothétiques. Part de l'hypothèse dans la doctrine. La constitution et l'apparition de la membrane vitelline. Les oxydations utiles et nuisibles. L'identité d'action entre les acides et les alcalis. L'autocatalyse des noyaux. — 3. Les objections de fait. Rôle de la membrane vitelline. Action des acides gras et des acides minéraux. Formation de la membrane en dehors du réactif. Cytolyse et dissolution des lipoïdes. Solution hypertonique; non-emploi de l'eau de mer concentrée; rôle de l'oxygène. Conclusion.

Nous devons savoir beaucoup de gré à Lœb de nous avoir donné, dans la *Fécondation chimique*[1], un exposé d'ensemble de sa théorie, telle que lui-même la comprend et telle qu'il veut qu'on la comprenne, car le lecteur qui voudrait arriver à une telle conception par la lecture de ses innombrables notes prises dans leur ordre chronologique n'y arriverait qu'au prix d'efforts longs et pénibles,

1. J. Lœb : *La Fécondation chimique. (La Parthénogénèse artificielle)*, trad. fr., Paris, 1912.

et encore peut-être ne parviendrait-il pas à se faire une opinion définitive sur certains points de sa doctrine particulièrement obscurs ; cet exposé fait par lui-même, bien qu'il présente encore dans une certaine mesure cette difficulté qu'on rencontre partout dans son œuvre à se faire une idée bien exacte de sa conception, présente au moins une doctrine définie.

1. Il semblerait à le lire que l'auteur ait, depuis les premières expériences du début jusqu'à celles de la fin, toujours marché dans la même voie, ne faisant que la rendre plus nette, plus propre, plus praticable, plus parfaite dans toutes ses parties, sans en avoir jamais changé la direction. Or, si l'on se donne la peine de suivre concurremment la série complète de ses travaux originaux pris dans leur ordre chronologique, on voit qu'il n'en est pas tout à fait ainsi et que l'auteur a, ce dont personne ne voudrait lui faire un crime, tout comme les autres, hésité, flotté, pris et soutenu une opinion, pour l'abandonner ensuite, et tiré des expériences antérieures des interprétations différentes suivant les besoins de la conception du moment.

C'est ainsi que l'hypothèse des ions influençant par leur nature spécifique l'œuf vierge et provoquant son développement, hypothèse qui a été le point de départ de ses premières expériences, a amené Lœb à formuler (1900) une théorie sur cette action des ions, et cette théorie a bien été la première des interprétations qu'il donne de la par-

thénogénèse expérimentale. Nous avons exposé cette hypothèse dans le chapitre concernant le rôle des ions; ici, nous ne la rappelons que pour compléter l'historique des idées de Lœb, donné par lui-même.

Cette théorie des ions-protéides n'est pas indiquée, en effet, dans l'aperçu historique que Lœb donne dans son livre, et l'interprétation du développement parthénogénétique par l'action de l'*hypertonie seule*, quelle que soit la nature des sels employés, y figure comme la première des interprétations données par lui. Et lorsque, parlant de la suite de ses expériences, Lœb dit qu'il a vu qu'à l'action de l'hypertonie venait sejoindre celle de la nature des ions, c'est là un retour à son interprétation primitive. Et pour cette seconde fois encore, cette interprétation a joué, en réalité, un rôle beaucoup plus grand qu'il ne semble à Lœb maintenant, d'après son exposé rétrospectif. On le voit bien si on s'adresse à ses travaux de cette époque (1901).

Cette conception du rôle des ions a subsisté dans l'esprit de Lœb assez longtemps : lorsque, l'année suivante, il entreprend des expériences sur le développement des œufs *fécondés* d'Oursin, c'est en vue d'approfondir la même conception, et il aboutit alors à l'idée des *charges électriques* des ions et de leur valence, idée qu'il repoussa, d'ailleurs, l'année suivante [1].

De toute cette période, où la pensée de Lœb

1. Voir plus bas, ch. VII.

était tournée vers l'étude de la *nature* de l'action spécifique exercée par les ions, nous ne trouvons dans son dernier livre qu'une mention très courte. Il insiste beaucoup plus sur la question de l'alcalinité de l'eau de mer, facteur dont il avait remarqué l'action dès ses premières expériences, mais dont l'importance ne lui est apparue cependant que beaucoup plus tard, en 1906. Et il formule, comme sa nouvelle interprétation de la parthénogénèse, donnée après celle de l'hypertonie seule, l'hypothèse, émise en 1907, de l'action simultanée de la pression osmotique et de l'alcalinité. Toute une catégorie d'hypothèses se trouvent ainsi complètement mises de côté dans cet exposé.

Une autre lacune aussi est regrettable. En expliquant l'action des solutions hypertoniques, qui constitue la seconde phase de son procédé, Lœb dit que, pour être efficaces, elles doivent être alcalines, et il nous explique la façon dont on peut se figurer l'influence de cette alcalinité; il nous dit aussi comment on peut dissocier les deux propriétés de ces solutions : l'hypertonie et l'alcalinité. Mais il ne donne aucune explication du mode d'action de la pression osmotique. Or, dans ses travaux antérieurs, en 1906, il avait émis une hypothèse à cet égard : les solutions hypertoniques, en enlevant de l'eau à l'œuf, modifieraient le degré de dissociation et le coefficient de partage des électrolytes et amèneraient ainsi certaines oxydations spéciales. Cela formait une explication, dont le défaut se sent dans l'exposé actuel.

On peut faire à l'exposé historique que nous donne Lœb un autre reproche encore. On est déçu de n'y point trouver les idées et les travaux des autres auteurs qui se sont occupés de la parthénogénèse expérimentale ; le lecteur qui jugerait de l'historique en question d'après la lecture de ce chapitre s'en ferait une idée singulièrement incomplète. Lœb, en effet, ne mentionne les travaux des autres qu'autant qu'ils viennent à l'appui de ses théories ou autant qu'il a occasion de les combattre. Or, s'il a incontestablement beaucoup fait, s'il a fait même, on peut le concéder, plus que tout autre dans la parthénogénèse expérimentale, il y a, cependant, à côté du sien, bien des noms qui font honnête figure dans l'histoire de ces questions.

2. Passons maintenant de la critique du mode d'exposition des idées à celle des idées elles-mêmes. Et ici nous laisserons maintenant de côté toutes les opinions qu'il a laissé tomber lui-même pour ne parler que de celles qu'il a retenues dans sa conception finale.

Tout d'abord, une première remarque que l'on ne peut s'empêcher de faire est la suivante : Lœb tire de ses expériences des conclusions qui dépassent de beaucoup les prémisses, en sorte que se rencontrent dans sa conception finale, à côté de conclusions indiscutables et d'expériences précises, des interprétations d'un caractère très hypothétique qui, peu à peu, prennent droit de cité

dans la théorie, comme si elles avaient été démontrées.

Il existe dans la biologie moderne une tendance très fâcheuse que nous tenons à mettre en évidence. Pour donner à une conception une forme plus complète, pour ne rien laisser d'indécis et d'inexpliqué, on précise les détails, on poursuit la question jusque dans ses derniers recoins et on met dans la théorie des hypothèses de plain-pied avec des faits, résultats des expériences.

Un exemple remarquable de ces tendances se rencontre chez un morphologiste, Weismann, qui a été conduit par elle, dans sa vaste et imposante théorie générale de l'évolution, à imaginer tout un cortège d'unités morphologiques auxquelles on s'est si bien habitué qu'on serait presque tenté de les considérer comme des choses réelles. Tels sont les déterminants, les ides, les idantes, etc., etc. Et cela est si commode de fournir l'explication désirée au moyen d'un mot facile à créer que, dans la théorie de Weismann, ces déterminants se multiplient à l'infini. Dès qu'une difficulté surgit, vite un déterminant pour l'expliquer. C'est ainsi qu'ont été créés les déterminants de bourgeonnement, de régénération, etc.

Lœb, dont la conception est essentiellement chimique, n'invente pas de déterminants morphologiques, mais des substances chimiques non moins hypothétiques, toutes les fois que le besoin s'en fait sentir, et il n'est guère plus sobre de substances chimiques inventées que Weismann de

déterminants morphologiques. Lœb fournit là un bel exemple de l'abus qui a été si spirituellement ridiculisé par Le Dantec dans son article sur les « Phénoménines[1] ».

Ainsi, lorsqu'il s'agit du spermatozoïde, Lœb nous fait supposer l'existence en lui d'au moins deux couples de substances : il y a, d'abord, la substance dont dépend l'excitation de l'œuf au développement et une autre substance qui régit la transmission des caractères héréditaires ; ces deux substances servent à expliquer le double rôle du spermatozoïde dans la fécondation. Le second couple dérive de l'analogie supposée entre le mode d'action du procédé expérimental de Lœb et celui de la fécondation : conformément à cela, il y aurait dans le spermatozoïde une substance membranogène, cytolysante (une lysine), et une autre qui corrigerait l'action de la première.

Pour l'œuf, Lœb suppose, dans sa couche corticale, tantôt une substance capable d'empêcher la diffusion de l'O et des ions OH, tantôt une substance nécessaire au développement, mise en mouvement par les réactifs cytolysants, tantôt des substances capables de mener dans la bonne voie un développement qui menace de conduire l'œuf à la cytolyse. Et toutes ces substances sont créées au fur et à mesure que le besoin d'une explication se fait sentir, contribuant à donner l'illusion d'une telle explication.

1. *Biologica*, n° 20, 15 août 1912.

Le lecteur qui prend connaissance de la théorie de Lœb sent bien, dans maintes circonstances, fermenter en lui des protestations contre ce que l'on veut lui faire admettre. Mais cette théorie est si fascinante, il est tellement ébloui par l'habileté de l'argumentation, par l'ingéniosité de l'auteur qui sait trouver réponse à tout, mettre tout en accord et se servir d'hypothèses émises auparavant comme preuves des hypothèses formulées ensuite, que le lecteur arrive au bout de sa lecture ayant oublié au fur et à mesure ses objections et incapable de se défendre contre les conclusions que l'auteur lui impose. Cela arrive d'autant plus facilement que, le système de Lœb étant très touffu, on a de la peine à le saisir dans une conception d'ensemble, permettant un jugement parfaitement clair. Cependant, si on fait effort pour se ressaisir et surtout si on est obligé de le faire par situation, comme c'est le cas pour un critique, et si l'on met alors d'un côté, dans un des plateaux de la balance, les faits démontrés et les conclusions incontestables, et de l'autre la partie qui, dans le système, est faite d'hypothèses, on sera surpris de voir combien ce second plateau est formidablement plus lourd que le premier. En effet, les points d'appui matériels de la théorie se réduisent, en somme, à trois : 1° certaines substances, acides gras et autres, provoquent dans l'œuf vierge la formation de la membrane ; 2° si on les laisse agir au delà d'un certain temps, l'œuf subit la cytolyse et meurt ; 3° si on arrête leur action à un

moment précis en faisant agir ensuite sur l'œuf des solutions hypertoniques, l'œuf se développe. Entre ces trois points d'appui s'étend une théorie très vaste dont tous les points intermédiaires sont des hypothèses. Passons-les donc en revue, en suivant l'ordre même des opérations dans le procédé employé par Lœb.

Ainsi, lorsqu'il essaie de nous expliquer la façon dont se forme la membrane vitelline, il nous décrit une certaine constitution de la couche superficielle de l'œuf : cette couche serait formée d'une lamelle au-dessous de laquelle se trouveraient des substances albuminoïdes à l'état d'émulsion de particules relativement solides dans un milieu relativement liquide. Or, cette structure n'a jamais été constatée par lui. Il en est de même de la façon dont cette couche s'imbibe d'eau lors de la constitution de la membrane sous l'influence des réactifs qui agissent dans la première phase des opérations : c'est là un mode d'action possible, mais tout à fait inconnu de nous, et il est abusif de nous le présenter comme une explication des phénomènes et de conclure de là, comme le fait Lœb, que la formation de la membrane est un phénomène purement physique.

L'apparition de la membrane a pour suite, si on fait subir à l'œuf un certain traitement consécutif, sa segmentation et son développement. C'est un fait qui résulte de l'expérience, mais c'est le seul fait démontré de tout ce que Lœb nous expose de la marche des phénomènes. Il suppose que le lien

entre la formation de la membrane et la segmentation consiste en ce que les acides gras (ou tout autre réactif membranogène) provoquent les deux à la fois : la formation de la membrane par le phénomène physique dont nous avons parlé un peu plus haut, le développement de l'œuf par une série d'actions d'ordre chimique. Quelles sont ces actions chimiques? Nous trouvons là une nouvelle hypothèse : ce sont des oxydations. Aucun fait, sauf la présence nécessaire d'O libre à ce stade de développement, n'est apporté pour appuyer cette hypothèse; or, on sait que la présence d'O peut être nécessaire à beaucoup de phénomènes vitaux qui ne sont pas des oxydations et qu'elle est, en général, nécessaire à tous les phénomènes vitaux. Après avoir admis ces deux hypothèses : actions chimiques, oxydations, Lœb développe son idée et émet une troisième hypothèse sur la façon même dont ces oxydations sont provoquées. Les réactifs membranogènes favoriseraient la diffusion dans l'œuf de l'O et des ions OH; ce qui le montrerait, c'est la nécessité d'une certaine alcalinité pour l'eau de mer dans laquelle les œufs sont plongés après le traitement membranogène, et aussi la sensibilité plus grande pour les alcalis des œufs qui se sont entourés d'une membrane. Or, rien ne montre que ces deux phénomènes doivent nécessairement tenir à une diffusion plus facile des ions OH : ils peuvent tenir aussi bien à quelque autre phénomène chimique, par exemple les œufs pouvaient avoir contenu, avant la formation de la membrane, un acide

qui neutralisait l'influence de l'alcali et qui est disparu maintenant. Mais Lœb admet comme un fait démontré cette diffusion facilitée et cherche même à en expliquer la raison immédiate : il y aurait, à la surface du cytoplasma de l'œuf, une substance qui empècherait, à l'état de repos, la diffusion des ions OH, mais serait gonflée ou dissoute par l'acide. Cette diffusion augmenterait les oxydations et en même temps accélérerait certains dédoublements.

L'expérience montre que si le réactif membranogène agit pendant trop longtemps, l'œuf périt. Pourquoi ? Nous trouvons, comme réponse à cette question, une nouvelle série d'hypothèses. Certaines oxydations étaient produites ; elles étaient utiles jusqu'à une certaine limite, passé laquelle elles sont devenues nuisibles, elles sont entrées dans une mauvaise voie. Quelque chose doit venir les remettre en droit chemin, et c'est là, comme nous l'avons vu par l'exposé de la théorie de Lœb, le rôle des solutions hypertoniques. Ce rôle, rien ne nous le prouve dans les expériences de Lœb, c'est une pure hypothèse. Aussi hypothétique est l'interprétation de la façon dont elles agissent : elles amènent, elles aussi, des oxydations, mais ces oxydations sont l'opposé des premières. Ce n'est pas seulement là une hypothèse, c'est une hypothèse tout à fait invraisemblable : on se représente difficilement qu'on propose une pareille explication, si complexe et si étrange, sans avoir rien pour l'étayer que la présence de l'O dans la solution hypertonique.

Pour donner ne serait-ce qu'une vague idée des effets de ces oxydations contraires, Lœb nous propose une nouvelle hypothèse : on peut supposer dit-il, que la solution hypertonique fait naître dans l'œuf certaines substances qui orientent le développement dans la bonne voie.

Ce qui rend cette hypothèse de deux sortes d'oxydations contraires encore moins vraisemblable, c'est le fait qui se dégage des expériences ultérieures de Lœb : les acides gras peuvent être remplacés par des alcalis, sans que le résultat soit modifié. Pour expliquer cette singularité sans ébranler la théorie tout entière, Lœb admet que les alcalis accélèrent les oxydations et amènent la formation d'acides qui agissent de la façon qu'il nous a décrite dans son procédé ordinaire. L'alcali agirait donc non pas comme alcali, mais, au contraire, comme un facteur ouvrant le chemin à l'acide, en sorte que le résultat est le même que si on avait mis un acide directement. Or, nous avons vu, d'autre part, que les acides (dans le traitement membranogène) sont supposés n'agir de même qu'indirectement, en ouvrant le chemin à l'alcali, en rendant plus facile la diffusion dans l'œuf des ions OH. On se représente difficilement quel peut être ce phénomène qui résulte des causes absolument opposées: l'action des acides et celle des alcalis devenues identiques.

La série des hypothèses ne s'arrête pas là. Voici l'œuf entré en segmentation. Nous avons vu comment Lœb explique la formation de la substance

nucléaire à chaque nouvelle division : il suppose, d'abord, l'existence d'enzymes particuliers qui tiennent les synthèses nucléaires sous leur dépendance, suggère ensuite l'idée que, dans sa méthode habituelle, le rôle de ces enzymes peut être joué par les ions OH, et, pour expliquer comment ces synthèses se renouvellent à chaque division, fait intervenir l'hypothèse d'un processus autocatalytique : les synthèses deviendraient d'autant plus faciles qu'elles se poursuivraient pendant plus longtemps, sous leur propre impulsion. Or, cette hypothèse n'est pas seulement dénuée de toute preuve expérimentale, mais contraire à tous les principes physiologiques connus. Tout processus, en effet, provoque une réaction qui s'oppose à sa continuation en déterminant la production de substances défavorables à cette continuation (sauf certains phénomènes d'un ordre tout à fait différent comme ceux de l'habitude, de mémoire etc.).

Nous voyons quelle part considérable de pures vues d'esprit contient le système de Lœb. Il est, d'ailleurs, très difficile de séparer exactement dans ce système les faits des hypothèses et, parmi ces dernières, celles qui s'appuient sur un nombre de preuves expérimentales qui les rend légitimes de celles que, jusqu'à présent du moins, nous ne pouvons considérer que comme des suppositions arbitraires, émises pour faciliter les explications. Dans l'esprit même de l'auteur, ces distinctions semblent être mal établies, et une hypothèse qui nous appa-

raît une première fois modestement comme telle, acquiert, à mesure qu'elle se trouve par la suite de plus en plus profondément enracinée dans l'ensemble théorique, le caractère d'une vérité dont on tire des déductions et de nouvelles hypothèses.

3. Après cette critique très générale qui s'adresse au trait essentiel du système de Lœb, passons aux objections de fait et aux conclusions qu'elles comportent, en reprenant encore ses opérations dans l'ordre où elles se suivent.

Lœb attache une très grande importance à l'apparition autour de l'œuf de la membrane vitelline : elle lui apparaît comme un premier pas nécessaire pour que le développement se poursuive d'une façon que l'on puisse considérer comme entièrement normale en tant que conforme à ce qui se passe dans la fécondation, et il tient à ce que cette membrane se forme avec un certain aspect déterminé, sous forme d'une enveloppe relativement épaisse. Or, dans le procédé parthénogénisant employé par Delage et dont nous parlerons dans le chapitre suivant, des développements parfaitement normaux sont obtenus avec des œufs dont certains s'entourent d'une membrane épaisse (comme celle qu'on voit dans la fécondation), d'autres d'une membrane mince. On rencontre quelquefois les deux aspects dans la même préparation. On peut donc plutôt penser que la membrane est un épiphénomène, utile au point de vue mécanique, pour maintenir les blastomères, mais dont les caractères

particuliers importent peu et sont contingents suivant les cas.

Pour provoquer la formation de cette membrane, Lœb emploie des acides gras. Il avait expérimenté aussi d'autres acides, tous organiques, et affirme que seuls ces acides peuvent être actifs, attribuant les résultats négatifs obtenus par lui sur l'*Arbacia*, à l'époque où il cherchait à modifier de différentes façons la composition de l'eau de mer, à ce que les acides employés étaient minéraux. Or, nous pouvons dire maintenant que là n'est pas la raison de l'insuccès de ces expériences, car, dans un procédé que nous exposerons plus loin, Delage se sert parfaitement d'acides minéraux (surtout de HCl) qui donnent d'excellents résultats, à condition que le traitement par eux soit suivi d'un traitement alcalin. Au même moment de ces expériences, Lœb s'est également servi d'alcali sans résultat. Son insuccès tient à ce qu'il employait les acides *ou* les alcalis, pour le même but, et non les acides *et* les alcalis successivement, dans un traitement combiné[1].

Il faut remarquer aussi que la méthode définitivement adoptée par Lœb ne semble pas être très pratique, car, dans sa première phase, pendant le traitement membranogène, les œufs ne doivent séjourner dans le réactif que pendant une durée très courte, de 1 minute 30 à 3 minutes au

1. C'est là une différence capitale entre son procédé et celui de Delage; ces deux procédés, malgré certaines apparences n'ont, en réalité, rien de commun.

maximum, de sorte qu'il est impossible de traiter à la fois de grandes masses d'œufs, le temps nécessaire à l'opération dépassant cette durée.

La première phase du traitement, la phase membranogène, est représentée par Lœb comme un phénomène *purement physique*, qu'il s'agisse d'un gonflement de substances albuminoïdes ou d'une dissolution de lipoïdes[1]. Deux faits concordent mal avec cette hypothèse : d'abord, on ne comprend pas pourquoi la membrane n'apparaît pas dans le réactif même qui provoque cette modification physique, comme on s'attendrait à le voir pour un tel phénomène[2].

L'interprétation de la formation de la membrane ne va pas sans quelques obscurités et contradictions. Lœb semble admettre l'hypothèse de v. Knaffl-Lenz sur la constitution de la couche superficielle de l'œuf, qui serait formée de globules de substances albuminoïdes entourés d'une couche de lipoïdes. Ces dernières seraient dissoutes sous l'action des réactifs membranogènes, ce qui permettrait aux particules albuminoïdes de s'imbiber d'eau et de passer par ce fait à une condition nouvelle où elles constituent la membrane. Théoriquement, les agents cytolytiques et les

1. On sait qu'on appelle *lipoïdes* des substances formées par l'union d'un acide gras avec un radical azoté ou phosphoré. Ce sont des éthers des acides gras, dans lesquels le rôle de l'alcool est joué par le composé azoté ou phosphoré.

2. Objection qui ne s'applique pas seulement, d'ailleurs, à l'hypothèse de Lœb, mais aussi, comme nous le verrons plus loin, à celle de Delage.

agents membranogènes devraient donc être les mêmes; cependant, en fait, lorsque Lœb arrive à en donner des exemples, ces agents se trouvent répartis en deux listes qui ne se superposent pas. D'une part, parmi les substances membranogènes figurent le sérum et les acides gras inférieurs qui sont incapables de produire la cytolyse, du moins une cytolyse rapide. D'autre part, si l'on parcourt la liste, donnée par Lœb lui-même, des agents déterminant la cytolyse de l'œuf, on en trouve un certain nombre, tels que l'électricité, les ions H, c'est-à-dire les acides de toute nature, l'eau distillée, qui n'ont point d'action membranogène ni d'action lypolytique, et il est obligé pour eux, en particulier pour l'eau distillée, de faire intervenir des actions d'un autre ordre, telles que des dissociations de composés labiles de corps gras et de substances albuminoïdes, qui ne sont en rien fondées sur l'observation.

C'est, comme nous l'avons vu, par une cytolyse commencée sous l'influence du réactif membranogène, mais arrêtée à temps par la solution hypertonique, que se réduit en fin de compte, pour Lœb, l'explication des phénomènes. Certains faits, cependant, constatés et rapportés par Lœb lui-même, contredisent cette conclusion générale. Lorsque, chez l'Astérie, le réactif membranogène seul se montre suffisant pour provoquer le développement, sans aucune intervention d'une solution hypertonique, qu'est-ce qui vient arrêter à temps la cytolyse commencée, en corriger les

effets nuisibles, diriger dans la bonne voie les oxydations? Rien de semblable n'existe dans ce cas. Donc, ou bien il n'y a pas de cytolyse du tout, ou bien elle est arrêtée par une condition naturelle et non par l'intervention expérimentale.

De même, il ne peut être question de cytolyse dans toutes celles de ses recherches récentes où Lœb emploie, comme réactif membranogène, le sérum du sang de divers animaux, substance incapable de produire la cytolyse. Lœb essaie d'en donner une explication en supposant que la membrane se forme dans ce cas autour de l'œuf trop rapidement et que l'action cytolysante du sérum n'a pas le temps de se manifester. C'est là une hypothèse créée *ad hoc* et ne reposant sur aucun fait d'observation, et on pourrait se demander en outre pourquoi, dans le cas d'action d'autres réactifs, où la formation de la membrane est extrêmement rapide (dans les acides, par exemple), ce phénomène ne se produit pas.

En ce qui concerne les solutions hypertoniques dont l'action constitue le second temps du traitement, deux points sont à retenir, en dehors de l'invraisemblance de l'hypothèse émise pour expliquer leur action, invraisemblance dont nous avons déjà parlé plus haut.

Il est à remarquer qu'aussi bien dans les expériences récentes que dans celles où, plus anciennement, il faisait jouer à l'hypertonie un rôle plus exclusif, Lœb, tout en déclarant hautement que l'hypertonie seule et non la nature chimique du

liquide intervient, s'abstient avec soin de constituer son liquide hypertonique de la manière qui semblerait la plus simple, c'est-à-dire en concentrant l'eau de mer par évaporation. Cela est d'autant plus étonnant, qu'il a constaté lui-même que la solution saline hypertonique agissait d'une façon d'autant plus favorable qu'elle se rapprochait davantage de la constitution de l'eau de mer normale. Il faut donc bien que sans l'avouer, Lœb conserve l'arrière-pensée que la solution hypertonique intervient aussi par sa constitution chimique.

Lœb conclut de la présence nécessaire dans sa solution de la quantité d'O, d'ailleurs faible, qu'elle contient naturellement par suite de son contact avec l'atmosphère, que l'action essentielle de cette solution est une oxydation. Or, c'est ici que s'applique l'observation que nous avons faite ailleurs d'une façon générale, que l'O est nécessaire à la vie des êtres pendant l'accomplissement d'une foule de processus vitaux qui, eux-mêmes, ne sont pas des oxydations. Lœb a le droit de conclure de ses expériences que la présence d'O dans la solution hypertonique est nécessaire *dans son procédé*, mais non que le phénomène essentiel de la parthénogénèse au second temps est une oxydation, et cela d'autant plus, que Delage a pu obtenir la parthénogénèse avec son procédé à lui, en employant au même temps de l'opération un milieu rigoureusement privé d'O.

En résumé, pour être juste à l'égard de Lœb, il

faut reconnaître que cet auteur a réalisé un nombre formidable d'expériences hautement suggestives, qu'il a déblayé, élargi et prolongé très avant les voies dans le domaine de la parthénogénèse expérimentale, qu'il a montré l'extension de ce processus à un grand nombre de formes nouvelles, imaginé un nombre considérable de procédés nouveaux, édifier une, on pourrait même dire (dût cela lui déplaire) : plusieurs théories fort intéressantes. Mais il a si souvent fait appel, pour soutenir ses vues, à des hypothèses gratuites, sinon même invraisemblables, que finalement sa théorie définitive ne donne pas l'impression d'un édifice solide. Après avoir admiré les qualités de l'homme et de son œuvre, on garde l'impression qu'il a laissé ouverte la question si grave, si difficile de l'explication du mode d'action des agents de la parthénogénèse.

CHAPITRE III

ÉLECTRISATION DE CONTACT, TENSION SUPERFICIELLE, ÉTAT COLLOIDAL

1. Électrisation de contact. — 2. Solutions colloïdales. Notion des colloïdes. Coagulation des colloïdes. Viscosité. Tension superficielle. Charges des granules.

Nous allons maintenant rencontrer des théories dans lesquelles il va être fait appel à des actions physico-chimiques de nature variée qui risqueraient d'être incomplètement comprises si l'on ne donnait à leur sujet des éclaircissements nécessaires. D'où l'utilité de présenter, comme nous l'avons déjà fait dans d'autres occasions, groupées en un même chapitre, les notions relatives à la structure des colloïdes, la tension superficielle, l'électrisation de contact, les charges des granules et des ions, etc., etc. Nous les présenterons dans l'ordre nécessaire pour que ces différentes données se déduisent les unes des autres de la manière la plus intelligible.

Nous pourrions nous borner à ce qui est strictement indispensable pour l'intelligence de ces chapitres, mais il semble que ce soit vers les explications de ce genre que s'orientent les théories

nouvelles et peut-être nous saura-t-on gré de donner, en vue des théories à venir, une explication un peu plus élaborée des phénomènes invoqués ici.

1. *Électrisation de contact* — Toute paroi en contact avec une solution électrolytique (que cette paroi soit celle qui renferme la solution ou celle d'un corps immergé) reçoit de la solution une charge électrique positive ou négative. Perrin a montré que la charge est positive quand la solution est acide, négative quand elle est alcaline, des traces très faibles d'acidité ou d'alcalinité suffisant d'ailleurs à produire le résultat. Cette charge produite par un liquide électriquement neutre semble au premier abord paradoxale ; or, nous avons vu que les solutions employées dans la parthénogénèse sont électriquement neutres, les charges des ions + et — s'équivalant. Aidé par une suggestion de Langevin, Perrin en a proposé l'explication suivante. Les ions H des liqueurs acides et OH des

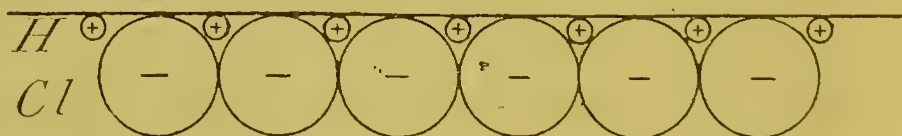


Fig. 23. — *Schéma de la couche double d'ions.*

liquides alcalins ont, comme nous l'avons vu, des vitesses très supérieures à celles des ions auxquels ils sont associés pour former les acides ou les alcalis, et il semble que l'on soit en droit d'en conclure qu'ils sont plus petits. Dès lors, si l'on imagine une paroi en contact avec la solution, les ions

H^+ ou OH^- formeront à la paroi un revêtement immédiat (fig. 23) tandis que l'ion associé Cl^- ou Na^+ en sera tenu écarté par son diamètre même. La paroi prendra donc le signe des ions les plus voisins. La chose ainsi décrite et surtout ainsi figurée n'est qu'une schématisation très grossière, mais qui suffit à objectiver le phénomène réel plus complexe. La grandeur de la charge varie, naturellement, dans le même sens que la concentration. Il y a donc au contact de la paroi une *couche double*, appartenant au liquide, mais dont la partie externe confine immédiatement à la paroi, lui adhère et est immobilisée par elle, tandis que l'intérieure, de signe contraire, reste partie constituante du liquide et mobile comme lui. Si l'on fait passer un courant électrique dans le liquide, la lame interne de la couche double est entraînée, en raison de sa charge, vers l'électrode de signe contraire, tandis que la lame externe reste adhérente à la paroi. Si celle-ci est fixe, le courant ne peut la déplacer, mais si elle appartient à une particule très petite, en suspension dans le liquide et par conséquent susceptible d'être mue par une force très faible, les ions qui la revêtent sont entraînés vers le pôle de nom contraire et charrient vers ce pôle la particule à laquelle ils adhèrent. Là est l'explication des phénomènes de cataphorèse et de l'osmose électrique (réversible) qui permettent de mesurer ces charges, mais dont ce n'est pas le lieu de s'occuper ici.

Dans les sels neutres, les ions constituants ont

des différences de vitesse, et par suite de taille, beaucoup moins grandes que la différence entre la vitesse d'un ion H ou OH et celle de l'ion associé ; il est donc naturel que la charge de la paroi se montre très faible dans les solutions neutres. Il est à remarquer cependant que, même en choisissant des sels où cette différence soit aussi grande que possible (BrLi, où ce rapport $= 1/2$), Perrin n'ait pu observer aucune charge, et cela jette quelque doute sur la valeur de l'interprétation.

Si l'influence des ions monovalents autres que H et OH est insignifiante ou nulle, il n'en est pas de même de celle des ions polyvalents, et leur action croît très rapidement avec la valence : la grandeur de la charge compense l'infériorité due au diamètre. Ainsi la charge communiquée par un même nombre d'ions H^+ est beaucoup moindre lorsque ces ions sont associés à des ions SO^{4--} dans l'acide sulfurique que lorsqu'ils sont unis à des ions Cl^- dans l'acide chlorhydrique. Si à une solution acide (HCl) communiquant une certaine charge $^+$ on ajoute, même en quantité très minime, un sel contenant un ion polyvalent, si cet ion est positif ($Mg^{++} Cl^- Cl^-$), la charge n'est pas sensiblement modifiée ; mais si cet ion est négatif ($SO^{4--} K^+ K^+$), la charge est fortement diminuée et peut être annulée ou même changer de signe. Perrin admet que, dans ce cas, les ions SO^4 sont attirés près de la paroi par la couche d'ions H qui la revêt et neutralisent tout ou partie de leur charge. Les ions polyvalents de même signe sont sans action parce

qu'ils ne sont pas attirés au voisinage de la paroi. Perrin compare très heureusement cette attraction à un *mordançage*. Même chose pour les liqueurs alcalines, *mutatis mutandis*.

2. *Solutions colloïdales*. — Nous avons, dans un chapitre précédent, montré que les solutions doivent être divisées en deux catégories, comprenant, la première, celles où les molécules dissoutes restent entières dans le liquide : ce sont les non-électrolytes, telles que le sucre, l'urée, l'alcool, etc.; la seconde, celles où les molécules se scindent partiellement en leurs parties constitutives, les ions : ce sont les électrolytes, acides, bases, sels. Mais il existe une troisième catégorie de substances, où les molécules, au lieu de se dissocier en ions, comme dans les dernières, au lieu de se séparer complètement les unes des autres, comme dans les premières, se séparent *incomplètement*, restant associés en groupes moléculaires plus ou moins volumineux qu'on appelle les *granules*. L'état dans lequel est la substance divisée en granules est dit *colloïdal*, et le système formé par les granules et le liquide ambiant est appelé solution colloïdale ou *sol*, pour la distinguer des solutions vraies. Selon la nature du liquide, on distingue des *hydrosols*, des *glycérosols*, des *alcoosols*, etc. Nous ne nous occuperons que des premiers, qui sont de beaucoup les plus importants pour le biologiste.

Les granules sont trop petits pour être visibles au microscope ordinaire; mais on parvient à les

voir au moyen de l'ultra-microscope, consistant dans la combinaison d'un fort grossissement avec un éclairage latéral. Les granules apparaissent alors comme une fine poussière brillante, animée du mouvement brownien. On ne peut les mesurer directement, mais on peut les compter, savoir à peu près combien il y en a dans un volume donné de solution ; comme on sait d'autre part le volume total de la substance, d'après sa densité et le poids qu'en contient la solution, on en déduit le volume des granules et, par suite, leur diamètre, en les supposant sphériques. On a trouvé par cette méthode que le diamètre des granules est de l'ordre du millième de micron, unité que l'on représente par le symbole $\mu\mu$: il varie de $1\mu\mu$ à 1μ. Les molécules sont d'un ordre de grandeur environ 100 fois moindre, en sorte qu'un granule contiendrait, à supposer qu'ils soient en contact, en moyenne, 100^3, soit un million de molécules. La distance moyenne entre les granules est de l'ordre du μ.

Les sols sont intermédiaires aux solutions et aux *suspensions*, se rapprochant de celles-ci ou de celles-là par certains caractères, s'en écartant par d'autres. Comme les dernières, ils sont formés de particules visibles au moyen de certains artifices, diffusent la lumière, la polarisent ; comme elles, ils sont sans aucune action sur la tension de vapeur, le point d'ébullition et de congélation et sur la pression osmotique, sauf pour les solutions concentrées sans grand intérêt par la biologie. Ils diffèrent par là des solutions ; mais, sous le rapport de la

conductivité électrique, ils s'en rapprochent et prennent place entre les solutions électrolytiques et les non électrolytiques : les granules possèdent en effet des charges électriques, mais très faibles relativement à leur masse, et conduisent le courant, mais très peu. Laissant de côté leur action sur la lumière, nous examinerons ce qui est relatif à leurs charges électriques.

Si l'on établit une différence de potentiel entre deux électrodes plongeant dans un hydrosol, on constate que les granules s'acheminent lentement vers l'un ou l'autre pôle.

Une question capitale est de savoir si c'est là un phénomène comparable au transport des ions, ou si c'est un fait de cataphorèse, c'est-à-dire de transport de particules inertes, passives sous l'influence du courant électrique. Dans le premier cas, les granules auront des charges propres, comme les ions ; dans le second, ce seront des particules inertes, pourvues par le liquide d'une couche double et chargées par la lame qui les entoure immédiatement.

On admet généralement que le transport des granules est un cas de cataphorèse. Mais en présence du fait que, dans de l'eau distillée aussi pure que possible, les uns descendent le courant tandis que les autres le remontent, il est permis d'en douter. Si les granules n'ont pas de charges propres, ces différences ne pourraient s'expliquer que par de faibles quantités d'ions + ou — qui se trouveraient unis à eux à titre d'impuretés. La preuve

qu'il en est ainsi reste à faire[1]. Si les déplacements des granules sous l'action du courant ne sont pas dus à de telles impuretés, il faut bien qu'ils aient des charges propres, car des particules sans charges propres et rigoureusement insolubles, chargées par le petit nombre d'ions libres fournis par la très faible dissociation de l'eau distillée, se déplaceraient toujours dans le même sens, quelle que soit leur nature et probablement vers la cathode, sous l'action d'ions H formant la lame interne[2].

Le fait que les granules, suspendus dans un même véhicule, l'eau distillée, se portent les uns vers l'anode les autres vers la catode autorise à conclure qu'ils ont des charges propres, comme les ions, et sont les uns positifs, les autres négatifs. C'est là un point d'importance capitale pour le biologiste, car il permet de concevoir la présence, dans un même liquide intergranulaire, d'ions de différentes natures, ayant des charges différentes.

Mais dans un sol contenant une seule sorte de granules, ceux-ci ont tous une charge de même signe, et c'est là une différence capitale avec les solutions électrolytiques, où les ions sont toujours

1. Tout au moins en ce qui concerne les colloïdes du protoplasma, il se pourrait qu'ils dussent leur charge à des ions H ou OH présents dans le granule, non à titre d'impuretés, mais appartenant à des substances faiblement acides ou alcalines, faisant partie de la constitution chimique du granule.

2. Si des parcelles de verre se meuvent vers l'anode, si dans un tube de verre l'eau se rend vers la cathode, c'est parce que le verre se dissout lentement en émettant des ions.

de deux sortes, portant des charges égales et contraires.

Voici une liste de granules positifs et négatifs.

Positifs : Hydrates de fer, de cadmium, d'aluminium, de chrome, de cérium, de thorium, de zircon ; acide titanique ; oxyhémoglobine ; rouge de Magdala, violet et bleu de méthyle ; mucine.

Négatifs : Or, argent, platine, iridium, palladium, cadmium, sélénium, tellure, soufre ; acides silicique, stannique, molybdique, tungstique, vanadique ; sulfures, chlorures, iodures et bromures colloïdaux ; ferrocyanures de fer, de zinc, de cuivre ; indigo, bleu d'aniline, vert de méthylamine, fuchsine, auréosine ; gélatine, albumine.

Mais, proportionnellement à leur masse, leurs charges sont incomparablement plus faibles que celles des ions : le nombre d'électrons que porte un granule est faible en comparaison de celui de la couche double dont il peut être entouré, en sorte que celle-ci peut diminuer sa charge, la neutraliser ou la faire changer de signe.

Coagulation de colloïdes. — Dans certaines conditions, les granules d'un sol se rassemblent, se fusionnent en masses volumineuses qui se précipitent : c'est la *coagulation*. Le sol passe alors à l'état de *gel*. L'état de suspension ou de coagulation dépend de trois facteurs : la *viscosité* du liquide, la *tension superficielle* au contact des granules et du liquide, la *charge électrique des granules*.

a) *Viscosité*. — En raison de l'extrême division

de la matière dans les granules, la surface de ceux-ci est énorme par rapport à leur volume : un vingtième de milligramme d'or colloïdal présente une surface de 625 mètres carrés[1]; pour l'albumine, dont les granules sont beaucoup plus gros, les granules d'un centimètre cube d'une solution à 1 °/₀ présentent, pour un poids d'à peine 2 centigrammes, une surface de 60 mètres carrés. La force qui tend à les précipiter, par suite de leur densité supérieure à celle du liquide périgranulaire, est donc si faible et la résistance due à la viscosité du liquide si énorme qu'ils restent indéfiniment en suspension. Ce n'est qu'après leur réunion en un coagulum de même poids et de surface beaucoup moindre qu'ils peuvent se précipiter.

b) *Tension superficielle.* — Pour saisir comment la tension superficielle peut intervenir dans la coagulation, il faut bien comprendre la nature de cette tension.

Dans une masse liquide au repos, à surface plane, toutes les molécules se pressent les unes contre les autres en vertu d'une force attractive qui est la *cohésion*. Cette cohésion, énergique à distance très faible, n'a, autour de chaque molécule, qu'une

1. Cette affirmation peut paraître invraisemblable à certains esprits. Mais il suffit d'un peu de réflexion pour se rendre compte que ce chiffre fabuleux de mètres carrés non seulement n'a rien d'extraordinaire, mais pourrait être énormément dépassé. Une masse d'or aussi faible que l'on voudra étendue en feuille sous le pilon arriverait à la limite à posséder une surface infinie, puisqu'à la limite, l'épaisseur étant nulle, la surface ne consomme point de matière.

sphère d'action très petite, d'environ, $0\mu,1$ de diamètre. Au sein de la masse, chaque molécule est attirée également en tous sens par ses voisines, en sorte qu'elle n'a aucune tendance à se déplacer. Mais les molécules situées dans la couche superficielle, de $0\mu,1$ d'épaisseur, sont attirées en bas par les sous-jacentes, tandis qu'il n'y a au-dessus d'elles que peu ou point de molécules pour les attirer en haut, en sorte que la résultante les attire vers la profondeur du liquide. D'ailleurs elles ne peuvent y pénétrer, toute la place étant occupée par les molécules identiques à elles, et cette résultante n'a d'autre effet que de comprimer le liquide sous-jacent. Cette compression, dite *pression normale* K, a été évaluée, par des calculs ayant pour point de départ des hypothèses un peu incertaines, à un chiffre énorme : 10.700 atm. pour l'eau. C'est, pour chaque liquide, une constante physique.

Dans cette même couche superficielle, les composantes horizontales de la cohésion produisent une compression tangentielle des molécules les unes contre les autres, et il faut exercer un certain effort pour les séparer, dépenser un certain travail pour produire un certain accroissement de la surface. Cette résistance de la couche superficielle à la séparation de ses éléments constitue la *tension superficielle*, α. Comme K, α est une constante physique dépendant seulement de la nature du liquide. On a convenu de lui donner pour mesure la force nécessaire pour rompre la couche superficielle sur 1 millimètre de longueur. Cette force, très faible,

a été mesurée expérimentalement : elle est pour l'eau de milligr. 7,7, notablement plus forte pour le mercure (47 milligr.), sensiblement plus faible pour les autres liquides.

Si la masse liquide est terminée par une surface courbe, la pression normale change : si la surface est convexe (ménisque convexe, goutte), elle augmente; si elle est concave (ménisque concave), elle diminue. Sa valeur est déterminée par la formule

$$P = K + \frac{\alpha}{R + R'},$$

ou R et R sont les rayons de plus grande et de plus faible courbure. Pour une surface plane où $R = R' = \infty$, $P = K$, ce que nous savions par définition; pour une surface sphérique, $R = R'$ et $P = K + \frac{\alpha}{2R}$. Pour les surfaces concaves, R est compté négatif. On voit que P dépend de R, mais K et α en sont indépendants : ce sont des constantes dépendant seulement de la nature du liquide et de son état physique.

La force nécessaire pour vaincre la résistance de la couche superficielle, le travail nécessaire pour augmenter sa surface d'une quantité donnée, sont indépendants de sa courbure.

La couche superficielle a été comparée à une membrane de caoutchouc tendue qui, par sa tension, exerce la pression P sur le liquide sous-jacent. Cette comparaison n'est pas tout à fait

juste, car dans le cas d'une surface plane, la membrane de caoutchouc n'exercerait aucune pression sur le liquide sous-jacent; d'autre part, sur une surface convexe, la membrane élastique tendue tend, quand on la fend sur une certaine longueur, à écarter les bords de la fente, tandis que la couche superficielle du liquide tend à refermer la fente.

Nous avons parlé jusqu'ici de liquides en rapport par leur surface avec l'air. Si deux liquides insolubles l'un dans l'autre sont en contact, la tension superficielle $\alpha_{1 \cdot 2}$ de la surface de contact n'est pas égale à la différence $\alpha_1 - \alpha_2$ des tensions superficielles des deux liquides au contact de l'air : elle est moindre que cette différence. La relation est très individuelle et nullement simple : ainsi, bien que α soit plus fort au contact de l'air pour l'eau que pour l'alcool, la tension du mercure est plus faible au contact de l'alcool qu'au contact de l'eau.

Les granules dans les hydrosols se comportent, sous certains rapports, et en particulier au point de vue qui nous intéresse, comme les gouttes liquides que nous venons d'étudier : comme elles, ils peuvent se fusionner en masses plus grosses; comme pour elles, il existe une tension superficielle au contact entre leur surface et le liquide intergranulaire.

La tension superficielle étant, en somme, une expression de la cohésion, il va de soi que, par son action, les granules doivent tendre à se fusionner

toutes les fois que le mouvement brownien les amène au contact, et cela d'autant plus énergiquement que la tension (ou cohésion) est plus forte. Sa tendance à réduire au minimum la surface libre est satisfaite par la coagulation, puisque le coagulum a une surface moindre que les granules qui l'ont formé. La tension superficielle est donc un facteur positif de la réunion des granules. c'est-à-dire de la coagulation. Même, si faible que soit sa valeur, elle devrait toujours produire cette coagulation, si elle n'en était empêchée par les facteurs négatifs de la coagulation, viscosité et surtout charges électriques, qu'elle ne peut vaincre que lorsqu'elle a une valeur suffisante.

c) *Charges des granules.* — Les granules d'une même substance ayant tous, dans le même liquide intergranulaire, des charges de même signe, se repoussent. Les charges sont donc un facteur négatif de coagulation ou un facteur positif de *stabilisation.*

En outre, ces charges stabilisent le colloïde en diminuant la tension superficielle. On sait, en effet, par la célèbre expérience de Lippmann, que la tension au contact de deux substances est maxima quand leur différence de potentiel est minima, et inversement. La chose est facile à objectiver. La tension superficielle d'un granule ayant une grandeur donnée, si sa surface vient à donner asile à un certain nombre d'électrons de même signe, ceux-ci se repousseront tangentiellement et diminueront d'autant l'attraction tangen-

tielle qui constitue la tension superficielle. La chose reste vraie qu'il s'agisse des charges appartenant en propre au granule, ou des charges d'une couche double, les deux lames de cette dernière contribuant ensemble au résultat.

d) *Influence des électrolytes.* — Si le liquide intergranulaire, au lieu d'être de l'eau pure, est additionné d'électrolytes, ceux-ci vont d'abord modifier la tension superficielle de contact entre les granules et le liquide. Augmentant la tension du liquide α_2 ils vont diminuer la tension de contact $\alpha_{1 \cdot 2}$ et par là stabiliser la solution. Mais, en outre, ils vont fournir des ions qui, par leurs charges, vont influencer les granules. Quelle sera la nature de cette influence?

Les ions de même signe que les granules, quelle que soit leur nature ou leur valence, n'en auront aucune; ils sont d'ailleurs tenus éloignés des granules par le signe de leur charge.

Les ions de signe opposé sont, au contraire, attirés vers les granules et diminuent plus ou moins leurs charges: ils sont donc agents positifs de coagulation. Mais leur influence varie beaucoup suivant leur nature et leur valence.

Les ions monovalents autres que H ou OH ont l'action minimum ; les ions H et OH ont une action très puissante; les ions divalents sont beaucoup plus actifs que les monovalents ordinaires, plus actifs même que H et OH; les ions trivalents sont beaucoup plus actifs encore que les divalents. Pour coaguler un même hydrosol, s'il faut une quantité

A d'ions monovalents, il faut 30 fois moins d'ions divalents et 1.000 fois moins d'ions trivalents ; les ions H et OH se placent, pour l'activité, entre les monovalents ordinaires et les divalents, mais beaucoup plus près de ceux-ci que de ceux-là [1].

Après les indications données sur la vitesse des ions, leur taille et sur les phénomènes de la couche double, tout cela se comprend aisément.

A un hydrosol, on ajoute un électrolyte à ions monovalents, NaCl par exemple. Les différences de vitesse et par suite de taille entre les ions monovalents autres que H et OH sont trop faibles pour intervenir, en sorte que ceux qui s'approchent le plus du granule sont ceux de signe contraire, en raison de l'attraction électrostatique. Dans l'exemple cité, ce seront les Na^{+} si le colloïde est négatif, les Cl^{-} s'il est positif. Dans les deux cas le résultat sera le même : la charge des granules sera diminuée ; si les ions sont assez nombreux, elle sera assez abaissée pour que, sous l'influence de la tension superficielle, les granules se fusionnent et que la coagulation se produise. Il y a entre la tension superficielle, facteur de coagulation, et les charges de granules, facteur de stabilisation, une lutte. Tant que ce dernier est plus fort, le système colloïde reste à l'état de sol ; quand il est suffisam-

1. Si on emploie un mélange d'électrolytes, les ions monovalents ajoutent leurs actions ; mais s'il y a un ion monovalent et un ion divalent, l'action du premier semble plutôt se retrancher de celle du dernier : en tout cas, elle la diminue.

ment diminué par les ions pour perdre sa supériorité, il passe à l'état de gel. L'idée que le résultat est bien dû aux ions de signes contraires est démontrée par le fait que ces ions, et non ceux de même signe, sont entraînés par le coagulum d'où on ne peut que très difficilement les extraire par lavage, et souvent, alors, le coagulum se redissout.

Quand l'électrolyte est un acide ou un alcali, l'action de l'ion H ou OH devient tellement prédominante sur celle de l'autre ion, en raison de sa petitesse, comme dans le phénomène de la couche double, que ce dernier n'a pas d'influence : aussi, un acide ne coagule-t-il pas un colloïde +, malgré la présence d'ions — dans la liqueur ; de même, un alcali ne précipite pas un colloïde négatif. Par contre les acides coagulent énergiquement les colloïdes négatifs et les alcalis les positifs, parce que en raison de leur petitesse, ils s'approchent plus près de la surface des granules, et les déchargent d'autant mieux.

On comprend sans plus ample explication que les ions di- et trivalents soient plus actifs que les monovalents, mais on comprend moins bien que leur action ne soit pas seulement double ou triple de celle des ions monovalents, puisqu'ils ont seulement 2 ou 3 charges. Point n'est besoin non plus d'expliquer pourquoi, mélangés en proportions convenables, deux colloïdes de signes contraires se précipitent, mutuellement. Les deux colloïdes prennent part au précipité.

Si l'on ajoute une quantité insuffisante de l'un

des deux, la précipitation est partielle et proportionnée ; et le phénomène est réversible, en ce sens que l'addition d'un excès du colloïde qui est en proportion plus grande que celle correspondant à la précipitation totale, détermine souvent la redissolution partielle du coagulum, et que l'état final est le même que si l'on avait, d'emblée, mélangé les doses finales des deux colloïdes.

Placés dans des conditions semblables, les divers colloïdes ne se précipitent pas avec la même facilité et l'on distingue, en outre des petites variations individuelles, deux grandes catégories : les *colloïdes instables* que coagulent des proportions très faibles, des traces, d'électrolytes, et les *colloïdes stables* (stabilité toute relative) qui réclament des proportions beaucoup plus fortes (10 ou 15 °/₀ et plus). Ces derniers sont tous des colloïdes fournis par des êtres vivants (gommes, peptones, albumines) ; ce sont donc ceux qui intéressent le plus le biologiste. Ils présentent la particularité d'être formés de granules relativement très gros et probablement très riches en eau : il en est ainsi, en effet, de leur coagulum, qui se dessèche et se réimbibe facilement, et il est permis de penser que cette propriété appartient à leurs granules mêmes, d'où le nom de *colloïdes hydrophiles* que Perrin propose pour les désigner.

Cette haute teneur en eau rend compte de leur stabilité, car, si la solution électrolytique précipitante les pénètre, elle diminue l'hétérogénéité du système formé par les granules et le solvant.

Le mélange d'un colloïde stable, même en quantité très faible, à un colloïde instable stabilise ce dernier, mais l'inverse n'est pas vrai.

Ces colloïdes stables forment, à beaucoup d'égards, une famille très distincte des autres colloïdes, par la grosseur de leurs granules, leur forte teneur en eau, leur stabilité, leur origine organique, le fait que leur coagulum est toujours redissoluble dans un excès de solvant ; ils ont pour le biologiste un intérêt tout particulier, car ce sont eux, très probablement, qui forment le protoplasma.

CHAPITRE IV

THÉORIE DE DELAGE

1. Origine des recherches sur la parthénogénèse. Expériences de mérogonie. Nature de la fécondation. — 2. Premières interprétations : hypertonie, action chimique spécifique, réponse unique de l'œuf à tous les modes d'excitation. — 3. Les recherches sur les Oursins et la théorie récente. L'hypothèse des coagulations et liquéfactions. L'action des acides et des bases. — 4. Les expériences avec HCl. Le véhicule des réactifs : la pression osmotique et le rôle des sels. — 5. Le procédé au tannin et à l'AzH^3. Ses résultats. — 6. Élevage des larves. — 7. Conclusions générales. Rôle des ions, de l'O, de l'hypertonie. Polémique avec Lœb. — 8. Explication de certaines expériences antérieures. — 9. Objections possibles et réponses à ces objections. — 10. Expériences électriques, leur idée directrice.

Nous arrivons à la seconde des trois théories générales auxquelles nous avons cru devoir consacrer un chapitre spécial, à celle de Delage.

Nous avons déjà eu l'occasion d'exposer un certain nombre de recherches faites par cet auteur, mais parmi ces recherches nous avons laissé de côté celles qu'on peut considérer comme les plus importantes et qui devaient aboutir à une théorie d'ensemble. Ces travaux, d'ailleurs, forment un

tout, aussi bien au point de vue de la pensée qui les a dirigés qu'au point de vue chronologique : les premières expériences dans cette voie ont été faites en 1907 et toutes celles qui les ont précédées n'ont avec elles aucun lien direct. Aussi nous ne les rappellerons dans ce chapitre que pour marquer l'évolution générale des idées de l'auteur.

1. Les recherches sur la parthénogénèse expérimentale ont eu, chez Delage, deux sources différentes. D'une part, l'époque à laquelle elles ont débuté (1901) était celle où l'attention du monde scientifique commençait à se porter vers les expériences de Lœb ; d'autre part, certaines recherches de Delage sur la maturation de l'œuf, la fécondation et le rôle du noyau l'avaient amené à envisager la parthénogénèse expérimentale comme pouvant être un auxiliaire pour la solution de ces questions.

En 1898-1899, il fit des expériences d'une nature toute particulière. Reprenant, avec une méthode nouvelle et plus précise, des expériences de Boveri, il coupait les œufs vierges d'Échinodermes, de Mollusques et de Vers en fragments, les uns nucléés, les autres non nucléés, et, les soumettant à l'action du sperme, constatait que les uns et les autres étaient fécondés et entraient en développement. C'est cette fécondation de fragments non nucléés qu'il appela *mérogonie*.

Ces expériences mirent Delage sur la voie d'une analyse de l'acte complexe qu'on désigne sous le nom de fécondation. La possibilité de la méro-

gonie lui montra que l'union des deux noyaux, mâle et femelle, n'est pas nécessaire au développement embryogénique. Méditant sur ce fait, il arriva à cette idée qu'il y a à distinguer dans la fécondation deux choses qui n'ont entre elles aucun rapport nécessaire : d'une part, permettre à l'œuf mûr de former un être nouveau, déterminer l'embryogénèse ; d'autre part, fournir à l'être deux parents, introduire dans son évolution l'*amphimixie*, c'est-à-dire la constitution de l'œuf fécondé au moyen de deux protoplasmas, l'un mâle, l'autre femelle, à la place d'une reproduction asexuelle ou parthénogénétique, moins avantageuse.

En quoi consiste cet avantage de l'amphimixie? La chose est facile à saisir ; elle a été très bien mise en lumière par Weismann. D'une part, la fécondation a pour corollaire la réduction nucléaire, c'est-à-dire le phénomène par lequel l'élément sexuel rejette, avant d'être apte à la fécondation, la moitié de ses éléments chromatiques. D'autre part, par la fécondation, un apport égal de chromatine étrangère vient remplacer ce qu'il a perdu. Dès lors, on voit que, sans la fécondation, le descendant aurait une constitution protoplasmique identique à celle de son unique parent, tandis qu'avec la fécondation il reçoit une moitié quelconque du protoplasma de deux parents différents. On voit par là quelle diversité énorme est introduite par ce phénomène entre les produits d'un même couple, diversité qui fournit à la variation une quantité presque infinie d'éléments entre

lesquels elle peut choisir pour les nécessités de l'adaptation.

Dans la fécondation normale, les deux buts sont atteints en même temps et on ne peut déterminer ce qui, dans la série des phénomènes qui la constituent, est nécessaire à l'embryogénèse et ce qui est destiné à assurer l'amphimixie. Mais expérimentalement, on peut séparer les deux phénomènes et ainsi avoir de la fécondation une connaissance plus exacte. La mérogonie indique un moyen d'y arriver : dans la fécondation des fragments de cytoplasma sans noyau, nous n'avons que l'acte qui détermine l'embryogénèse, aucune réunion de noyau, caractère distinctif de l'amphimixie, n'ayant lieu.

Un autre moyen d'obtenir une embryogénèse sans amphimixie nous est offert par la parthénogénèse expérimentale. En provoquant le développement d'un œuf qui, dans l'état naturel, exige la fécondation, on accomplit une partie du travail qui revient normalement à cette fécondation. Ce moyen est plus parfait encore que la mérogonie, car, ici, non seulement la fusion des noyaux mâle et femelle fait défaut, mais il n'y a pas même d'union de quelque partie que ce soit d'éléments sexuels de sexes différents.

C'est de l'époque où ces considérations générales furent formulées par Delage (1901) que datent ses recherches sur la parthénogénèse ; c'est d'elle aussi que datent les premières interprétations qu'il a données à ces sortes d'expériences, relativement peu nombreuses à ce moment.

2. On sait qu'à cette époque, Bataillon et Lœb attribuaient le développement parthénogénétique à la déshydratation produite par l'action des solutions hypertoniques. Delage, qui lui-même opérait sur des œufs d'Oursin avec des solutions hypertoniques, montra qu'une interprétation particulière de faits, d'ailleurs bien connus, venait à l'appui de cette opinion : le gonflement du pronucleus mâle qui se produit pendant son voyage à travers le cytoplasma de l'œuf ne peut se faire que grâce à la déshydratation de ce cytoplasma. Delage fait remarquer que l'on serait fondé à voir là les deux phénomènes essentiels de l'embryogénèse et de l'amphimixie : la première étant conditionnée par la déshydratation du protoplasma ci-dessus décrite, la deuxième par la fusion des deux pronucleus, qui la suit de près.

Un peu plus tard cependant (1901 et 1902), des expériences nouvelles faites sur des Astéries, en même temps que les résultats analogues obtenus à la même époque par Lœb sur le *Chætopterus*, montrèrent à Delage que cette interprétation ne pouvait pas être généralisée, qu'une action spécifique était exercée par les différents sels employés et que beaucoup d'autres agents (chaleur, acidification légère, etc.) étaient également efficaces [1]. Cela l'amena à penser que nous avons affaire, dans la parthénogénèse expérimentale, à une réaction générale de l'œuf, qui n'est pas spécifique pour

1. Voir ch. v, II[e] partie.

chaque sorte d'excitation, mais qui est spécifique pour l'œuf lui-même ; il fournit dans tous les cas la seule réaction dont il est capable : il se segmente.

Dans les années suivantes (1902-1904), les expériences de Delage portèrent sur les œufs d'Astéries, pour lesquels il découvrit dans CO^2 un agent particulièrement efficace de développement. Nous avons parlé de ces expériences et de leurs résultats dans le chapitre consacré aux actions chimiques; nous ne faisons donc ici que les rappeler, pour marquer leur place dans l'évolution des idées de l'auteur.

3. Nous arrivons maintenant à une série de recherches que, jusqu'à présent, nous avons toujours réservées dans notre exposé, car ce sont elles qui ont constitué le point central des travaux actuels de Delage sur la parthénogénèse et ont donné naissance à une théorie qui a sa place dans l'histoire de la parthénogénèse expérimentale.

Le point de départ de cette théorie et de ces expériences est une conception sur la structure colloïdale de la cellule et sur les rapports entre cette structure et les phénomènes de la division cellulaire. Ces phénomènes peuvent être ramenés presque tous, pense Delage, à des coagulations et liquéfactions de colloïdes du protoplasma : ainsi, la disparition de la membrane nucléaire, la disparition d'anastomoses dans le réseau nucléaire, qui transforme ce réseau en un filament unique; les divisions des chromosomes, leur égrènement en

microsomes (grains chromatiques qui les constituent), la disparition du fuseau et des asters se présentent comme des liquéfactions de substances. Au contraire, l'apparition du centrosome, la formation des asters et du fuseau, la réunion des microsomes en chromosomes sont autant de coagulations. Lorsqu'on considère l'œuf qui se développe, le premier acte qui précède sa segmentation, la formation de la membrane vitelline, est une coagulation. Le second acte est, au contraire, une liquéfaction : la disparition de la membrane nucléaire.

Si, conformément à cette conception, on envisage le développement de l'œuf comme une succession de coagulations et de liquéfactions, on arrive à l'idée que des facteurs externes qui produiraient ces coagulations et liquéfactions dans l'ordre voulu, pourraient amener l'œuf vierge à se segmenter. Il est impossible, naturellement, d'effectuer des interventions aussi délicates et aussi précises, mais est-il nécessaire de produire artificiellement *toute* la série de ces modifications? Ne suffirait-il pas, pour déclancher seulement le mécanisme, de produire les premières coagulations et liquéfactions, de façon à faire faire à la cellule les premiers pas, dans l'espoir qu'elle achèvera d'elle-même de parcourir tout le chemin ?

Guidé par cette idée, Delage chercha quels sont les agents coagulants et liquéfiants qu'il serait possible de faire agir sur l'œuf vierge; les acides étant, en général, des coagulants du protoplasma et les alcalis des liquéfiants, il s'arrêta à l'idée de

faire subir aux œufs d'abord un traitement acide (destiné à provoquer la formation de la membrane vitelline), puis un traitement alcalin (destiné à liquéfier et faire disparaître la membrane nucléaire).

Dans toutes les expériences où cette méthode fut appliquée, il s'agissait des œufs d'oursin (*Strongylocentrotus lividus*)[1]; c'est donc à cet animal que s'appliquent les conclusions qui en ont été déduites.

4. L'acide et l'alcali employés dans les premières expériences étaient l'acide chlorhydrique (HCl) et l'ammoniaque (AzH^3); le résultat se montra immédiatement conforme aux prévisions théoriques : de nombreuses larves furent obtenues, à condition que les deux réactifs intervinssent bien dans l'ordre indiqué : l'acide d'abord, l'alcali ensuite. Séparément, ni l'un ni l'autre ne donnaient de résultats. Le liquide dans lequel se trouvaient les œufs et auquel étaient ajoutés l'acide et l'alcali, n'était pas l'eau de mer pure, mais l'eau de mer rendue hypertonique par l'addition de NaCl. Dans les expériences qui suivirent, des modifications diverses furent apportées à ce liquide, soit au point de vue de la pression osmotique (tantôt supérieure, tantôt égale, quelquefois même inférieure à la pression de l'eau

1. Le *Strongylocentrotus lividus* a été rapporté par Mortensen au genre *Paracentrotus*, mais comme il ne s'agit pas ici de zoologie, nous conserverons à l'animal expérimenté le nom sous lequel il est universellement connu.

de mer normale), soit au point de vue de sa composition chimique, les principaux sels de l'eau de mer ayant été essayés successivement. Les résultats montrèrent qu'aucun sel de l'eau de mer n'est à lui seul indispensable et que l'eau de mer artificielle, les contenant tous moins l'un quelconque d'entre eux, est un véhicule suffisant[1].

Les résultats obtenus ayant été conformes à ses prévisions théoriques, Delage chercha le moyen de les rendre plus nets encore. Il pensa que si les acides agissent bien par leurs propriétés coagulantes, ils doivent pouvoir être remplacés par des substances qui, à leur caractère d'acides, joindraient un pouvoir coagulant particulièrement prononcé. Le tannin satisfaisant à cette condition, Delage le substitua à l'acide, et les résultats furent si supérieurs à tout ce qui avait été obtenu par lui jusqu'alors pour les œufs d'Oursin, qu'il adopta définitivement ce réactif. En même temps, il apporta des modifications à la composition du véhicule auquel sont ajoutés le tannin et l'ammoniaque; nous devons la faire connaître avant de décrire avec un peu de détails le procédé définitif auquel Delage s'arrêta.

1. D'autres acides que HCl furent essayés : les acides azotique, sulfurique, oxalique, acétique, formique se montrent à peu près d'une égale efficacité, entre eux et avec HCl; au contraire, les acides phosphorique, citrique, lactique, tartrique, butyrique, valérianique et surtout l'acide borique se sont montrés très peu actifs. — A l'ammoniaque aussi, d'autres alcalis peuvent être substitués, surtout la soude et la chaux, la potasse exerçant une action plutôt moins favorable.

La pression osmotique de la solution NaCl qui constituait ce liquide dans les premières expériences pouvait être, dans ce procédé nouveau, non seulement supérieure à celle de l'eau de mer, mais égale et même inférieure : en ajoutant à la solution isotonique 5 °/₀ d'eau distillée, il n'en obtenait pas moins une très grande quantité de larves ; il pouvait même ajouter une proportion d'eau plus considérable : quelques larves étaient obtenues même avec une solution diluée par l'addition de 15 °/₀ d'eau distillée, qui peut être considérée comme l'extrême limite. — Au point de vue des variations de la constitution chimique, ce qu'il faut noter d'abord, c'est que dans l'eau de mer *pure*, aucun développement ne peut être obtenu, mais on peut se servir d'un mélange d'eau de mer et de solution de NaCl, comme aussi des mélanges de cette dernière avec celle de certains autres sels de l'eau de mer (KCl, $MgCl^2$, $CaCl^2$), d'autres sels (tels que SO^4Mg, SO^4Na^2, $MgBr^2$, PhO^4Na^3), sont, au contraire, nocifs. Il est possible aussi de constituer le liquide dont il s'agit d'un mélange de plusieurs sels, en les prenant chacun au degré de concentration où ils se montrent les plus efficaces lorsqu'ils sont employés seuls.

Pour essayer individuellement tous les sels constitutifs de l'eau de mer en solution isotonique à celle-ci, il fallait employer une solution où le sel choisi était à une concentration beaucoup plus forte que dans l'eau de mer, puisqu'il devait remplacer tous les autres sels présents dans celle-ci.

Dans ces conditions, sa concentration individuelle se trouvait beaucoup trop forte. Pour la ramener à un taux convenable, on ne pouvait ni employer d'autres solutions salines, puisque alors le sel choisi n'eût plus été seul, ni ajouter de l'eau distillée, ce qui eût abaissé la concentration totale. C'est ainsi que Delage fut amené à ajouter à la solution du sel choisi une solution qui ne fût point saline et qui eût la même pression osmotique que l'eau de mer. Après divers essais, urée, glucose, saccharose, etc., il s'arrêta à cette dernière. Delage essaya ainsi tous les sels de l'eau de mer en solution sucrée et détermina pour chacun d'eux la concentration optimum et son coefficient d'efficacité [1].

Cela fait, il essaya aussi la combinaison de mélanges de deux ou trois de ces sels, à leur concentration optimum, et obtint ainsi un liquide artificiel montrant une efficacité très marquée. Mais comme finalement cette efficacité n'était pas sensiblement supérieure à celle de l'eau de mer *in toto*, il s'ar-

1. Ainsi, pour NaCl, la proportion optimum est de 70 °/₀ de solution salée et 30 °/₀ de solution sucrée. Pour KCl, seules les solutions faibles sont actives, mais, après avoir fourni de belles blastules, elles exercent sur le développement une influence nocive. Pour $MgCl^2$, la proportion du sel doit être très forte dans le mélange : l'optimum est donné par 90 °/₀ de solution saline et 10 °/₀ de solution sucrée. Les proportions optima sont les mêmes pour le sulfate de soude (SO^4Na^2), mais, en général, ce sel est beaucoup moins actif. Pour le $MgBr^2$, les proportions optima sont renversées : ce sont 10 °/₀ de solution saline et 90 °/₀ de solution sucrée. On a également essayé le phosphate trisodique (PhO^4Na^3), mais il n'a donné aucun résultat.

rèta définitivement, comme étant plus simple, à une solution d'eau de mer sucrée dans les proportions suivantes : 70 °/₀ de solution sucrée et 30 °/₀ d'eau de mer.

5. Nous pouvons maintenant décrire le procédé définitivement adopté par Delage comme procédé de choix. A 50^{cmc} du mélange de la solution sucrée avec l'eau de mer, on ajoute 28 gouttes d'une solution décinormale de tannin. On met dans ce liquide les œufs et on les y laisse pendant 5 à 6 minutes; on ajoute ensuite 30 gouttes d'une solution décinormale d'ammoniaque[1]. De ces 30 gouttes, 28 servent à saturer le tannin et 2 à donner une légère alcalinité au liquide. On remarque, après quelques minutes de réunion des deux réactifs, un changement de couleur (qui devient d'un vert sale) et une précipitation caractéristique. Cela paraît être l'indice d'une oxydation qui peut jouer un rôle dans le phénomène. Les œufs sont laissés dans ce liquide pendant une heure, puis, après des lavages, reportés dans l'eau de mer naturelle où ils se développent. Au lieu de faire agir séparément le tannin et l'ammoniaque, on peut les réunir et se servir du tannate d'ammoniaque.

Les larves obtenues par ce procédé sont, dans les expériences bien réussies, en nombre si grand, qu'on peut dire qu'il se développe autant d'œufs

1. Pour cette solution d'ammoniaque dont la composition est passablement variable, le liquide était préalablement titré à l'acide oxalique.

que dans la fécondation normale. Cependant, il n'y a aucun doute qu'il n'y a pas là confusion entre parthénogénèse et fécondation normale par suite d'une erreur d'expérimentation. Delage a indiqué dans ses divers mémoires les précautions prises pour écarter toute contamination, et pour la découvrir, au cas où elle se produirait, par la comparaison avec un lot de témoins accompagnant chaque expérience. Mais, à ces preuves négatives, s'ajoute une preuve positive tout à fait convaincante : c'est que la forme de la segmentation n'est pas la même que dans la fécondation normale et présente des caractères très particuliers. Le premier sillon de segmentation, au lieu d'apparaître simultanément dans toute l'étendue de l'équateur, se montre en un point unique où il forme une profonde encoche d'où il se perd progressivement en rejoignant le niveau de la surface. A partir de cet état très caractéristique d'œuf bilobé, avec un noyau très visible *in vivo* dans chacun des deux lobes, tantôt ce premier sillon de segmentation se complète et donne naissance à un stade 2 typique; plus souvent il se bifurque, comprenant entre ses branches un îlot protoplasmique en forme de coin, dans lequel apparaît un troisième noyau. Et quand la division est achevée, on a d'emblée trois blastomères (fig. 24). A partir de là, les divisions continuent, en se régularisant peu à peu, de manière que sur les embryons un peu avancés il n'y a plus aucune différence entre les deux processus, si ce n'est parfois une certaine inégalité de taille entre les blas-

tomères de l'œuf parthénogénétique, qui persiste pendant les premiers stades, pour disparaître ensuite tout à fait.

6. Le développement arrive très facilement au stade pluteus, mais ensuite l'élevage devient diffi-



Fig. 24. — *Stades successifs de la segmentation de l'œuf parthénogénétique d'Oursin.*

cile; ce n'est pas d'ailleurs en raison du caractère expérimental des larves, car celles obtenues par fécondation normale et soumises au laboratoire au même mode d'élevage ne réussissent guère mieux. Des précautions très minutieuses sont nécessaires pour conduire le développement jusqu'à la métamorphose; Delage a obtenu huit cas de transformation de pluteus en Oursins complets[1]. Sur ces huit animaux, un a été perdu avant de s'être fixé comme Oursin; sur les sept autres, un a été également perdu de très bonne heure, trois, très jeunes aussi, sont morts dans le courant de l'année même, pro-

1. Les uns issus du premier procédé, à HCl et AzH^3, les autres du procédé définitif.

bablement faute de nourriture, car ils restaient constamment fixés sur la paroi du vase où il n'y avait rien à manger; deux ont vécu pendant seize mois (nés le 16 juin 1907, morts en février 1909). Le huitième, obtenu en 1900, est mort à la fin de 1911[1].

Parmi ces jeunes Oursins, un présentait une particularité curieuse : au lieu d'une symétrie pentamère, comme chez les oursins normaux, il montrait une symétrie hexamère, ce qui est absolument exceptionnel chez ces animaux (fig. 25).

Leur mort ne doit pas être attribuée à un défaut de vitalité, car leur croissance était normale pendant toute leur vie, ils se montraient très actifs dans les cuvettes et leur mort est le résultat des causes accidentelles qui font qu'on ne peut conserver indéfiniment au laboratoire les oursins, même venus de la grève[2].

Il est intéressant de noter que, parmi ces jeunes Oursins, les trois qui sont parvenus à un âge tel

1. Les renseignements sur ce dernier oursin sont inédits, Delage ayant négligé de faire une communication à ce sujet.

2. Tout récemment (1913), deux auteurs : Cresswell Shearer et Dorothy Jordan Lloyd ont obtenu, par les procédés de Lœb et de Delage et aussi par la combinaison de ces procédés (traitement membranogène de Lœb suivi, à la place du traitement hypertonique, de celui au tannin et à l'ammoniaque de Delage) des développements parthénogénétiques de l'*Echinus esculentus*, allant dans quelques cas au delà de la métamorphose. Les expériences ont eu pour but de trouver un procédé d'élevage, mais les résultats ne semblent pas supérieurs à ceux déjà obtenus par d'autres auteurs.

qu'il a été possible de déterminer leur sexe, étaient des mâles.

7. Quelles sont les conclusions générales que

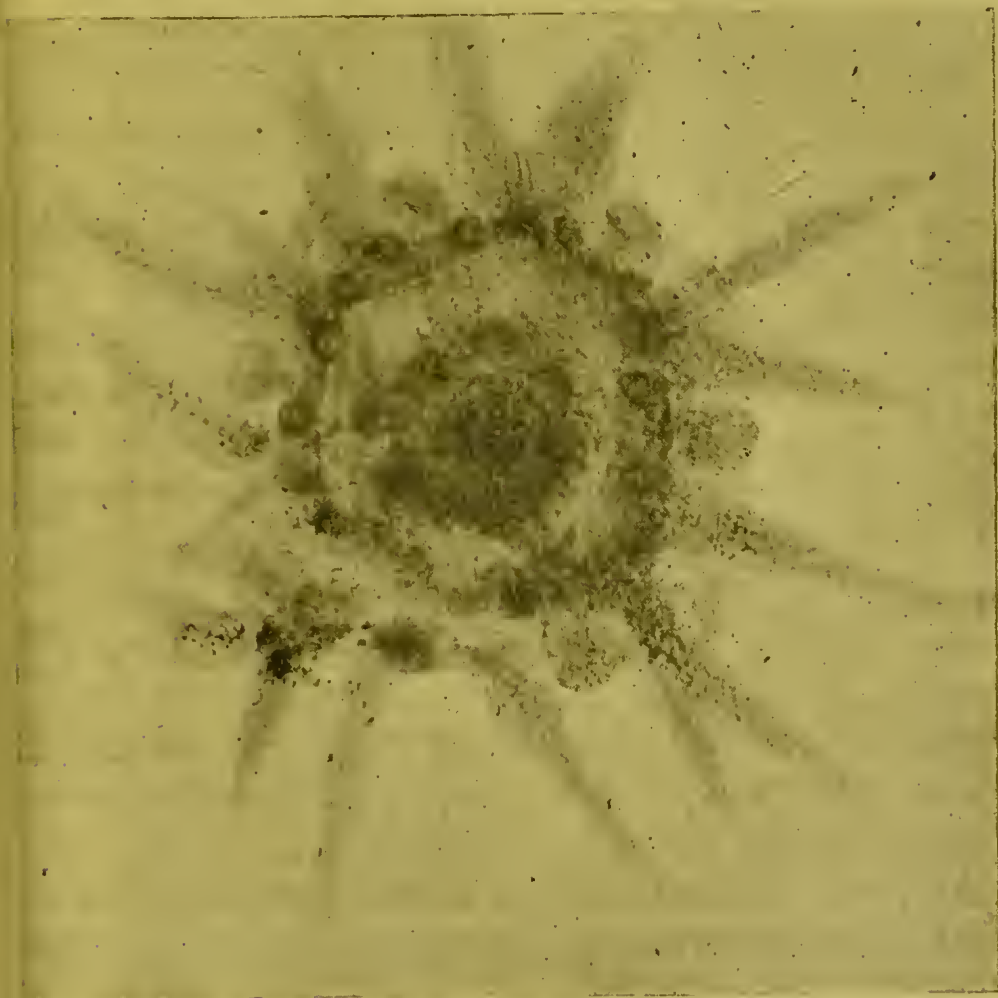


FIG. 25. — *Jeune Oursin parthénogénétique hexamère.*

l'on peut tirer de ces expériences? Leurs résultats ont confirmé l'idée théorique qui les a inspirés : un coagulant et un liquéfiant du protoplasma se sont montrés capables, par leur action combinée, de

provoquer le développement d'un œuf vierge. Leur efficacité s'est montrée telle, qu'elle a fait passer au second plan des conditions qui, dans d'autres procédés, apparaissaient comme indispensables et étaient considérées dès lors comme des facteurs nécessaires de la parthénogénèse expérimentale, inhérents à la nature même de ce processus.

Au point de vue du rôle spécifique des ions, ou disons plutôt, des substances de l'eau de mer, car rien ne nous prouve que c'est à l'état d'ions qu'elles agissent, on arrive aux constatations suivantes : 1° la présence de certains électrolytes de l'eau de mer est indispensable à la parthénogénèse expérimentale, puisqu'on ne peut pas se passer de quelques-uns de ces électrolytes ; 2° aucune substance étrangère à l'eau de mer n'est indispensable, quoique certaines puissent constituer des adjuvants utiles (sulfate de soude, chlorures de Mn, de Co et de Ni ; fer colloïdal et même de très petites doses de chlorures de Cu et de Zn) ; 3° aucune des substances de l'eau de mer n'est, à elle seule et à la concentration où elle se trouve dans ce liquide naturel, un empêchement à la parthénogénèse ; 4° l'ensemble de ces substances de l'eau de mer, à la pression où elles sont dans celle-ci, c'est-à-dire l'eau de mer naturelle elle-même, s'oppose au développement. Il est intéressant de remarquer cette incompatibilité de l'eau de mer avec le développement parthénogénétique, comme si c'était là une condition expresse, introduite par le jeu des forces naturelles, pour opposer une barrière de plus à la par-

thénogénèse naturelle, désavantageuse par rapport à l'amphimixie et que la nature n'admet que dans les circonstances en somme assez exceptionnelles.

Un facteur a été indiqué par Lœb comme nécessaire au développement parthénogénétique des œufs d'Oursin : la présence d'O.

Il faut ajouter ici que les expériences faites en même temps par Delage sur les Astéries (1907) lui ont permis de démontrer l'inutilité, pour ces animaux, de la présence d'O libre dans les solutions. En débarrassant l'eau de mer d'O, soit par l'ébullition, soit par un long barbotage préalable de CO^2, on obtient des résultats non seulement aussi bons, mais même meilleurs : l'O semble donc avoir ici une influence nuisible, au moins pendant l'action de la solution hypertonique. Or, cette présence apparaît dans les expériences de Delage comme une condition favorable à coup sûr, mais nullement indispensable. Delage a extrait très complètement l'O du réactif, préparé à l'avance, formé par l'eau de mer sucrée additionnée de tannate d'ammoniaque, auquel étaient soumis les œufs[1], et il a obtenu des larves et des pluteus aussi parfaits, bien qu'en nombre beaucoup plus petit.

Sur la question du rôle de l'hypertonie, une polémique s'est élevée, à la suite des expériences de Delage, entre Lœb et lui.

1. Il employait, à cet effet, le vide et le barbotage d'azote.

Delage a examiné ce point avec beaucoup d'attention et fait des expériences très nombreuses desquelles il résulte que, *du moins avec son procédé*, l'hypertonie n'est nullement une condition nécessaire ou même favorable. Il n'en est plus ici comme pour l'O, où, en l'absence de ce gaz, il obtenait péniblement quelques larves : l'isotonie lui a apparu comme une condition non pas seulement acceptable, mais favorable, devant prendre place dans le procédé optimum. L'importance de cette conclusion n'échappera pas en présence des autres théories qui, presque toutes, font jouer à l'hypertonie un rôle essentiel.

Lœb a si bien compris la gravité de cette objection qu'il s'est efforcé d'y répondre. Il prétend qu'il y a lieu de distinguer entre solutions *isotoniques* et solutions *isosmotiques*, et que, même si l'on admet que la solution de Delage est isotonique, elle agit comme si elle était hypertonique par le fait qu'elle est une solution de sucre. En effet, d'après lui, quand on place les œufs dans une solution sucrée isotonique à leur milieu intérieur, il se produit une dialyse à travers la membrane de l'œuf, qui n'est pas d'une vitesse égale du dedans en dehors de l'œuf et du dehors en dedans : les électrolytes dissous contenus dans l'œuf sortiraient à travers la membrane plus rapidement que n'y entrerait le sucre, et, de cette façon, la pression osmotique de l'intérieur de l'œuf se trouverait abaissée relativement au milieu environnant. Le résultat serait identique à ce que produirait une

solution hypertonique[1]. Pour que la solution sucrée n'agît pas comme hypertonique, il eût fallu qu'elle fût isosmotique, et, par conséquent, hypotonique par rapport à l'œuf.

Delage, tout en faisant remarquer que cette différence entre l'isotonie et l'isosmose, très judicieuse au point de vue théorique, n'est pas démontrée, repond que, même s'il en était ainsi, cela ne pourrait pas infirmer ses conclusions sur l'inutilité de l'hypertonie, car ses expériences n'ont pas été faites avec les seules solutions de sucre : des résultats presque aussi beaux ont été obtenus avec des véhicules électrolytiques, en particulier avec les solutions pures de NaCl auxquels l'objection de Lœb ne peut évidemment pas s'appliquer, les électrolytes étant de même nature dans l'œuf et dans la solution ambiante.

Lœb invoque aussi comme argument que la pression osmotique attribuée par Delage à l'eau de mer de Roscoff est trop élevée, puisqu'elle est supérieure à ce qu'il trouve, lui, à Berkeley. Delage pourrait lui rétorquer son argument et dire que toutes ses solutions, à lui, étaient moins hypertoniques qu'il ne croyait. Mais il est préférable de supposer que les deux expérimentateurs ont fait l'un et l'autre des mesures incontestables[2] et que leurs diver-

1. Lœb se base, dans cette opinion, sur celle de Hamburger; elle est contestée par Overton et par Hœber.

2. Delage a étudié avec beaucoup de soin la pression osmotique à la fois par la cryoscopie et la conductivité électrique, et a fait refaire à Roscoff les mêmes mesures par

gences proviennent de ce que l'eau du Pacifique californien serait un peu moins chargée de sels que celle de la Manche, les œufs étant dans ces deux points en équilibre osmotique avec leur milieu ambiant naturel[1].

8. La théorie des coagulations et liquéfactions, que les expériences que nous venons de décrire sont venues confirmer, permit à Delage d'expliquer un certain nombre de faits constatés par lui auparavant et dont la raison restait obscure. Ainsi, l'action des différents adjuvants, tels que le sulfite de soude et le chlorure de Ni, ajoutés aux solutions hypertoniques[2], peut maintenant recevoir un commencement d'explication : on peut supposer que, dans l'action combinée de ces deux substances, il se forme du sulfite de Ni, sel qui est peut-être facilement dissociable en acide et base, les deux facteurs essentiels du déterminisme de la parthénogénèse. C'est d'ailleurs à une dissociation analogue que Delage attribue l'action du tannate d'ammoniaque.

De même, les résultats obtenus sur les Astéries par CO^2 et l'inefficacité de la même méthode sur les Oursins, de même que l'impossibilité d'appli-

des spécialistes expérimentés qui sont tous arrivés à des chiffres très semblables aux siens.

1. Delage fait remarquer, d'ailleurs, qu'il peut y avoir entre l'espèce d'Oursin étudié par Lœb et celui étudié par lui des différences à cet égard ; ainsi, les œufs de l'Oursin de Bretagne se montrent réfractaires au procédé aux acides gras qui a si bien réussi à Lœb en Californie.

2. Dans les expériences de 1906 et 1907.

quer aux premières les procédés qui réussissent chez les seconds, se comprennent facilement à la lumière de la nouvelle théorie.

Nous avons vu que le traitement à l'acide carbonique devait, pour atteindre des résultats, être appliqué au cours de la maturation de l'œuf, avant qu'il ne soit retombé à l'état de repos et que son noyau ne soit reformé. Or, c'est une période pendant laquelle la membrane nucléaire est dissoute; cela se produit naturellement, sans que l'intervention d'un réactif liquéfiant soit nécessaire. Reste donc seulement à fournir l'agent de coagulation, l'acide, et c'est ce qu'accomplit l'acide carbonique; il reste possible d'ailleurs qu'il produise en même temps cette anesthésie momentanée que Delage a cru être son unique mode d'action lors de la première interprétation donnée par lui à ces expériences. Si la parthénogénèse expérimentale est incomparablement plus facile à produire sur les Astéries que sur les Oursins, c'est précisément parce que, chez les premières, une partie de l'opération est accomplie par la nature et aussi parce que, la maturation des œufs se produisant au sortir de l'ovaire, dans l'eau de mer, on peut en suivre les différentes phases et choisir pour l'application du réactif le moment propice : lorsque la membrane nucléaire n'est pas encore reformée.

La théorie des coagulations et liquéfactions explique aussi pourquoi les œufs d'Oursin, insensibles à l'action de CO^2 dans les conditions ordi-

naires, peuvent être amenés à se développer sous son influence si on les soumet, au préalable, au secouage ou à l'échauffement: ce traitement fait disparaître la membrune nucléaire et met l'œuf dans les conditions d'un œuf d'Astérie au cours de la maturation.

9. La théorie de Delage arrive ainsi à rendre compte d'un grand nombre de faits, mais son auteur est loin de la considérer comme inattaquable. Il a lui-même indiqué, au moment même où il l'exposait pour la première fois, toutes les objections qui pouvaient lui être faites. La plus importante est une objection générale qui s'applique aussi bien aux expériences de Lœb et à presque toutes les expériences de parthénogénèse expérimentale : les œufs se développent, non pas dans le réactif même que l'on fait agir, mais plus tard, lorsqu'on les transporte dans leur milieu naturel. Or, on ne comprend pas pourquoi une coagulation ou une liquéfaction ne se produiraient pas en présence de la substance coagulante ou liquéfiante (de même qu'on ne comprend pas, dans le procédé de Lœb, pourquoi une solution de matières grasses ou une oxydation ne se produisent pas dans les réactifs solvant ou oxydant). La difficulté est moins grande, d'ailleurs, pour la formation de la membrane de l'œuf que pour la disparition de la membrane nucléaire : il est possible que la première se forme bien dans le milieu coagulant même, mais ne devienne apparente que plus tard, lorsqu'elle

s'écarte du cytoplasma ou qu'elle apparaît dans les intervalles des blastomères; mais on ne peut pas supposer quelque chose d'analogue pour le noyau, car son aspect reste invariable pendant tout le temps de son séjour dans le réactif et ne commence à changer qu'au retour dans l'eau de mer où ses contours s'estompent peu à peu, la membrane nucléaire ayant disparu. Cela fait songer plutôt, non pas à une liquéfaction directe, mais à quelque influence préparatoire qui rend cette liquéfaction possible.

On pourrait aussi objecter à la théorie l'efficacité du tannate d'ammoniaque remplaçant l'action séparée de ses deux constituants. Mais on peut admettre, comme pour certaines autres substances, que le tannate d'ammoniaque étant facilement dissociable, ses deux constituants agissent en réalité comme s'ils existaient séparément dans le liquide. Voici quelques raisons qui viennent à l'appui de cette explication. Le tannin est un acide faible et l'ammoniaque une base faible, et c'est pour cela que le tannate d'ammoniaque se dissocie facilement. Si on prend un sel qui n'est pas facilement dissociable, tel que le chlorhydrate d'ammoniaque, il reste sans action sur les œufs, quoique ses éléments constituants, HCl et AzH^3, si on les fait agir séparément, se montrent actifs. Cela indique bien que l'intervention de cette hydrolyse n'est pas une hypothèse gratuite.

10. Nous avons parlé plus haut, au chapitre des

facteurs physiques, des expériences dans lesquelles Delage a fait agir sur l'œuf d'Oursin des décharges électriques. Nous n'avons pu, à ce moment, que décrire ces expériences et en indiquer les résultats; nous devons dire maintenant quelle était l'idée qui les a guidées, car cette idée se rattache aux conceptions générales que nous venons d'exposer.

Delage s'est demandé si on ne pouvait pas pénétrer plus profondément dans l'explication des phénomènes et se rendre compte de la façon même dont les acides et les bases agissent. Il semblait naturel, tous les acides ayant une action à peu près analogue, de l'attribuer à ce qu'ils ont de commun : à leur ion H qui représente leur fonction acide; de même, l'action des alcalis pouvait tenir à leur propriété commune : leur ion OH. Or, l'ion H portant une charge électrique positive et l'ion OH une charge négative, il était logique de faire la tentative de remplacer l'action de ces ions par leurs charges respectives. Telle fut la genèse des expériences électriques dont nous avons parlé plus haut; nous avons vu qu'elles n'ont pas donné les résultats que leur auteur en attendait et qu'il n'a pas pu arriver à cette nouvelle simplification de la théorie des coagulations et liquéfactions. Nous devons donc en rester à cette théorie, sous la forme qu'elle a reçue après les premières expériences qui sont venues confirmer les vues théoriques de son auteur. Aucune modification notable ne lui a été apportée jusqu'à présent.

CHAPITRE V

R. S. LILLIE ET LES THÉORIES FONDÉES SUR LA PERMÉABILITÉ DE LA MEMBRANE CELLULAIRE.

1. Les recherches sur les propriétés osmotiques de la membrane cellulaire. Sa perméabilité relative pour différentes substances et pour différents ions ; les phénomènes électriques corrélatifs. La perméabilité dans l'excitation. — 2. Travaux de R. S. Lillie. Relation entre la perméabilité et l'activité cellulaire. — 3. Application à la parthénogénèse expérimentale. Hypothèse de Lillie sur la localisation en certaines régions de la membrane des variations de perméabilité et de la tension superficielle. Difficultés que cette hypothèse rencontre. Expériences. — 4. Les autres auteurs qui se placent au même point de vue. J. F. Mac Clendon ; ses expériences. — 5. E. Newton Harvey ; le point de vue chimique. — 6. Conclusion générale.

1. Les auteurs des travaux analysés dans les précédents chapitres avaient pour but principal de trouver des procédés plus perfectionnés de parthénogénèse expérimentale et leurs théories n'étaient que l'explication *a posteriori* des faits qu'ils avaient découverts. Toute autre est la pensée directrice de ceux dont il nous reste à parler : ici, point de procédés nouveaux opposés à ceux des théories rivales ; nul souci d'obtenir des larves plus

nombreuses, plus parfaites ou des stades plus avancés de développement. L'unique préoccupation est d'interpréter les faits connus de tous et de les éclairer à la lumière des théories physico-chimiques qui, seules, permettraient de les expliquer, en les rattachant à des phénomènes d'un ordre moins compliqué et mieux connu.

Au cours de la dernière décade, ont paru de nombreuses recherches sur les cellules vivantes, végétales et animales, au point de vue de leurs relations osmotiques avec les éléments constitutifs de leur milieu ambiant. Une question difficile et à première vue insoluble surgit ici. Il semble que la cellule doive satisfaire à deux conditions opposées : premièrement, être fermée, de manière à conserver une constance de constitution chimique en dépit des variations du milieu extérieur ; d'autre part, être ouverte à l'action de ce milieu pour en recevoir les éléments de sa nutrition et y déverser ses produits d'excrétion, car ce sont là les conditions du métabolisme qui est lui-même la condition de la vie. Pour résoudre cette question, les physiciens et les physiologistes se sont appliqués à l'étude de la membrane cellulaire et des possibilités d'échange, au travers de cette membrane, entre les substances intracellulaires et celles appartenant en propre ou artificiellement ajoutées à leur milieu ambiant. Overton, Hamburger, Hœber, Ostwald, Kœppe, Hedin, Bernstein, de Vries et autres, mais surtout Overton, sont arrivés, à la suite de nombreuses expériences, à certains résul-

tats, constants pour les cellules animales et végétales. La perméabilité de la membrane cellulaire pour les diverses substances paraît être très inégale. Cette membrane est librement perméable à l'eau; certains auteurs (R. S. Lillie) supposent aussi qu'elle est perméable à l'oxygène et à l'acide carbonique, mais à un degré inégal aux différents moments de la vie cellulaire. Elle est, de même, perméable à toute une catégorie de substances (certains alcools, éthers, aldéhydes, hydrocarbures) qui ont la propriété commune de dissoudre les lipoïdes ; ce fait amène à penser que la membrane cellulaire doit renfermer des lipoïdes, associées de quelque façon aux matières protéiques, et que la pénétration de ces substances lipolytiques se fait par la dissolution de ces matières grasses. Dans les conditions naturelles, d'ailleurs, les susbtances lipolytiques ne font pas partie du milieu qui entoure la cellule et n'exercent, par conséquent, pas d'influence sur sa physiologie. — Par contre, la membrane cellulaire serait relativement imperméable à la plupart des substances qui se trouvent naturellement soit dans l'intérieur de la cellule, soit dans son milieu : sucre, amino-acides, sels métalliques neutres[1].

Les auteurs qui se sont occupés de l'action sur la cellule vivante des différents électrolytes, sur-

1. La plupart des physiologistes se rangent à ces conclusions; cependant Lœb, là où il parle du rôle des ions, admet la libre pénétration des sels neutres dans la cellule, quoique à un degré moindre que l'eau.

tout des sels neutres, admettent de plus une hypothèse, due à Ostwald : la perméabilité (ou plutôt l'imperméabilité) relative de la membrane cellulaire serait inégale pour les deux sortes d'ions : les cations, au moins en général, étant plus petits, sortiraient plus facilement de la cellule que les anions, ou même seraient les seuls capables de traverser la membrane dans l'état de repos de la cellule. La prépondérance dans l'intérieur de la cellule des anions portant une charge négative, tandis que la surface externe prend une charge positive, produit une différence de potentiel de part et d'autre de la membrane cellulaire et devient une source de phénomènes électriques. La théorie qui attribue cette origine à certains phénomènes électriques constatés par les physiologistes, tels que les décharges des poissons électriques ou les changements électriques brusques pendant l'état d'excitation ou d'inhibition, a pris le nom de « théorie de la membrane »[1].

Telles sont, dans cette conception, les conditions de la cellule au repos. Comment les concilier avec les nécessités de sa nutrition ? Deux suppositions peuvent être et ont été formulées à cet égard. Ou bien on peut supposer que l'entrée des différentes substances dans la cellule et leur sortie se font par un processus actif qui serait autre qu'une simple diffusion ; telle est l'opinion d'Overton. Un autre physiologiste, R. S. Lillie, admet également

1. Elle se rattache surtout aux noms de Bernstein, Hœber, Brunnings.

la possibilité d'un processus actif qui serait quelque chose d'analogue à la sécrétion, mais il penche pour une autre explication, plus simple et qu'il appuie sur un grand nombre de preuves expérimentales. L'imperméabilité ordinaire de la membrane cellulaire serait fréquemment diminuée, peut-être sous l'influence du CO^2, lors de la respiration, ou peut-être à la suite d'autres excitations, et l'échange de matériaux nutritifs entre la cellule et son milieu aurait lieu précisément dans ces moments de perméabilité accrue. Certains faits établis par l'expérience viennent à l'appui de cette idée et indiquent, de plus, que ce changement porte non sur le passage des cations, qui était dans une certaine mesure possible à l'état de repos, mais sur celui des anions. R. S. Lillie invoque, entre autres, les expériences de Hamburger, de Hoeber, de Kœppe, qui ont montré que les globules rouges du sang devenaient, sous l'influence de CO^2 ou d'autres acides faibles, plus perméables aux anions des divers sels (Cl, Br, SO_4, HCO^3, etc.). Une autre indication en faveur d'un changement de perméabilité de la membrane à certains moments de la vie cellulaire est tirée des phénomènes électriques dont la membrane cellulaire est le siège. A l'état de repos, en présence de la différence de potentiel dont nous avons parlé plus haut, il se produit, dans le sein de la membrane, un phénomène électrique auquel les physiologistes ont donné le nom de *courant de démarcation* ; au moment où la cellule subit

une excitation, on constate un changement électrique qui indique une chute de potentiel, une *dépolarisation* de la membrane cellulaire ; ce phénomène électrique nouveau qui indique un état d'activité est désigné sous le nom de *courant d'action*. On a pu dans certains cas le constater et même le mesurer directement. L'expérience n'est pas facile à réaliser sur une cellule isolée. Cependant, Miss Hyde l'a réussie sur l'œuf en voie de segmentation d'un poisson, le *Fundulus*, en plaçant l'une des électrodes sur le disque formé par les cellules en division, et l'autre sur le pôle opposé de l'œuf : elle a pu voir, à l'aide d'un électromètre capillaire, que la surface extérieure du disque devenait, pendant la segmentation, négative relativement à la surface générale de l'œuf. De même, R. S. Lillie a pu voir les mêmes changements intervenir dans le muscle gastrocnémien de la Grenouille, dont il provoquait expérimentalement la contraction, et mesurer le voltage du courant d'action (0,05 à 0,08 de volt environ). Or, si l'on admet que l'état d'excitation est lié à un passage plus libre des anions à travers la paroi cellulaire, la chute de potentiel prévue devra se produire : en effet, des anions chargés négativement devront, en traversant la membrane, saturer une partie des charges positives des cathions accumulés à sa surface externe, laquelle deviendrait ainsi moins chargée positivement et la différence de potentiel entre les deux faces de la membrane diminuerait.

Lorsque la cellule meurt, son état normal de semi-perméabilité fait place à une perméabilité totale pour tous les ions : une des preuves en est fournie par la perte de turgescence et par la sortie du pigment qu'on observe dans les cellules mortes. Une modification corrélative est la chute totale de la différence de potentiel entre les surfaces externe et interne de la cellule.

2. C'est en partant de toutes ces données, tant expérimentales qu'hypothétiques, que R.-S. Lillie arrive à sa conception de l'excitation liée à une modification de la perméabilité de la membrane cellulaire; il réserve, d'ailleurs, la question de savoir s'il y a, entre ces deux phénomènes, une relation de cause à effet ou si les deux dépendent d'autres changements, plus importants encore. Provisoirement, il envisage les modifications de perméabilité comme le fait initial, mais dans son argumentation il s'attache surtout à montrer l'existence d'un lien étroit entre ces deux phénomènes. Nous ne reproduirons pas ici tous les arguments de fait qu'il invoque; n'en retenons que quelques-uns, pour montrer sur quelle sorte de faits et d'expériences s'appuient ses conclusions.

La rapidité des échanges gazeux dans la cellule est pour elle d'une importance primordiale : c'est le dégagement de CO^2 qui permet dans son sein les oxydations qui sont la source de son énergie. Or, lorsque la paroi cellulaire devient plus perméable, la sortie de CO^2 est facilitée, les oxydations

sont accélérées et l'activité cellulaire devient plus énergique. Le lien entre ces phénomènes devient apparent, dans certains cas, là où l'activité de la cellule se manifeste d'une façon rythmique. Ainsi, pendant la segmentation de l'œuf, le dégagement de CO^2 subit des variations correspondant aux divisions successives, et la sensibilité que manifestent à ces moments les cellules aux divers agents chimiques suit la même marche — preuve des variations concomitantes de la perméabilité de la paroi cellulaire[1].

Les changements électriques dont nous avons parlé plus haut fournissent aussi un argument en faveur de la même idée, puisque ces changements sont tels qu'on serait en droit de les prévoir si on admet une modification de perméabilité pour les anions lors de l'excitation de la cellule. Dans les tissus qui fonctionnent toujours d'une façon rythmique, comme, par exemple, le muscle cardiaque, on voit directement ce lien entre les modifications électriques et l'état d'activité ou de repos des cellules.

On sait, d'autre part, que les substances capables d'agir comme excitants sont en même temps celles qui augmentent la perméabilité de la membrane cellulaire. C'est ainsi que les expériences de Fischer et de J.-B. Mac Callum ont montré que les agents qui augmentent la perméabilité de la paroi des cellules rénales et de celles de l'épithélium

1. Pour ces variations rythmiques, Lillie s'appuie sur les travaux de Lyon (1902 et 1904) et de Spalding (1904).

intestinal (les sels de Na, par exemple) sont en même temps capables de provoquer la contraction musculaire.

Certains organismes animaux, tels que les larves d'Arénicole, montrent bien ce lien entre l'état d'excitation et l'accroissement de perméabilité. En transportant ces larves dans des solutions isotoniques pures des différents sels métalliques, on voit qu'elles se contractent considérablement ; en même temps, le pigment jaune que leurs tissus contiennent sort au dehors et colore la solution dans laquelle elles se trouvent.

Si l'état d'excitation est lié à une augmentation de la perméabilité de la membrane cellulaire, l'inhibition se rattache, dans l'hypothèse de Lillie, au phénomène opposé : les anesthésiques, par exemple, la produiraient en diminuant la perméabilité de la membrane cellulaire et en ralentissant les échanges gazeux à l'intérieur de la cellule.

3. Quelle est maintenant l'application de ces conceptions physiologiques au problème de la parthénogénèse expérimentale? Elle dérive d'une façon très simple de tout ce qui vient d'être dit sur la vie de la cellule en général. R.-S. Lillie, qui a le plus complètement élaboré les idées qui nous occupent actuellement, part de deux considérations. Il fait remarquer d'abord que, parmi les substances qui sont capables de provoquer des changements de perméabilité dans la membrane cellulaire, se trouvent toutes celles qu'on a em-

ployées comme agents de la parthénogénèse artificielle : les substances capables de dissoudre les graisses, les sels métalliques neutres, différents poisons et toxines, etc. L'élévation de température peut également agir dans le même sens. Lillie en conclut que le mode d'action commun à ces divers facteurs est précisément une augmentation de perméabilité de la membrane cellulaire, et comme c'est là un phénomène qu'un grand nombre de causes différentes peuvent provoquer, on comprend pourquoi les agents les plus divers ont pu être employés avec succès pour déterminer le développement des œufs non fécondés.

La seconde des raisons sur lesquelles Lillie fonde ses idées sur la parthénogénèse expérimentale se rattache au phénomène de la cytolyse. Les réactifs parthénogénisants étant capables de produire, à dose plus forte ou par une action plus prolongée, la cytolyse, il doit y avoir, dit-il (et c'est aussi, comme nous l'avons vu, l'opinion de Lœb), une communauté de nature entre ces deux phénomènes. Or, les recherches récentes sur la cytolyse ont amené les physiologistes [1] à considérer celle-ci comme une conséquence de l'augmentation de la perméabilité de la membrane cellulaire, allant jusqu'à un degré où la vie normale de la cellule est anéantie. Dans la parthénogénèse expérimentale, le même phénomène aurait lieu, mais à un degré où il arrive à provoquer la division cellulaire et non pas la mort.

1. Hamburger, Overton, Hœber et autres.

Voici, en partant de ces considérations générales, l'explication que donne Lillie à la parthénogénèse. Ce qu'il s'agit d'expliquer, d'ailleurs, dit-il, ce n'est pas le développement tout entier, mais la première division de l'œuf, qui entraîne à sa suite tout le reste. Une excitation quelconque (produite, par exèmple, par un réactif parthénogénisant) provoque un accroissement de la perméabilité de la membrane, avec la sortie des anions et la chute de potentiel caractéristiques; il en résulte deux modifications : l'une, d'ordre chimique, l'autre d'ordre physique. Il y a, d'une part, un dégagement plus considérable de CO^2 et une intensification dans l'œuf des oxydations qui sont la source de son énergie. Il y a, d'autre part, comme conséquence de la chute du potentiel électrique, une augmentation de la tension superficielle de la membrane cellulaire[1]. Cette modification de la tension superficielle ne suffit cependant pas, en elle-même, pour rendre compte de la division cellulaire; pour l'expliquer, Lillie a recours à une hypothèse : il suppose que l'accroissement de la tension superficielle n'aurait lieu qu'aux deux pôles de la cellule; le rayon de courbure de la paroi cellulaire devenant dans ces régions plus petit, il s'y produirait des renflements, tandis que la région équatoriale resterait relativement plane. Ces différences s'accentuant, un étranglement équatorial en résulterait par suite

1. D'après les théories de Lippmann et de Helmholtz.

de l'afflux de la substance cellulaire de l'équateur vers les pôles. Ainsi s'expliquerait la division du cytoplasma; quant à la figure mitotique, à la division du noyau, voici comment on pourrait se la figurer : lorsque l'augmentation de la perméabilité de la membrane permet la sortie des anions qui se trouvent dans l'intérieur de l'œuf, les premiers qui sortent sont, naturellement, ceux qui se trouvaient dans les couches superficielles du cytoplasma, immédiatement sous-jacentes à la membrane; ces couches deviennent ainsi moins chargées négativement que les parties centrales de l'œuf; on pourrait dire qu'elles deviennent positives comparativement aux couches profondes. Cela ne pourrait pas, d'ailleurs, expliquer la figure mitotique tant qu'on admettra que cette variation est uniforme dans toute la masse de l'œuf; c'est pourquoi Lillie introduit, ici aussi, l'hypothèse que l'augmentation de perméabilité se manifeste plus fortement aux deux pôles opposés. Il se créerait ainsi deux pôles électriques négatifs, les asters, avec, entre eux, un champ de force dans lequel les granules ou les alvéoles du protoplasma s'orienteraient de façon à dessiner un fuseau.

Cette hypothèse d'un changement de perméabilité *localisé*, nécessaire pour la théorie de Lillie, n'est appuyée par lui sur aucune observation, sur aucune preuve expérimentale. Il n'indique, comme raison possible de cette localisation, qu'une « *polarité* constitutionnelle inhérente qui déterminerait les propriétés de la membrane plasmatique dans

les différents points de la surface ; on sait bien que beaucoup de biologistes regardent une telle polarité comme un caractère général, peut-être fondamental, des cellules vivantes »[1]. Cette explication, cependant, ne satisfait pas l'esprit, et son auteur lui-même ne la propose que comme une supposition possible. Quant à nous, il nous semble qu'il serait plus légitime de chercher les raisons de ces différences entre les pôles et l'équateur dans les relations entre la cellule et son milieu, mais il faut pour cela que ces relations ne soient pas les mêmes sur toute sa surface ; or, pour l'œuf, ses rapports avec son milieu ne permettent aucune polarité, et en ce qui concerne, en particulier, la parthénogénèse, on sait que l'action des agents parthénogénisants est uniforme sur toutes les parties de la surface de l'œuf.

D'autre part, si l'on admettait, pour faciliter son hypothèse, qu'il y eût, sur la membrane de l'œuf, des points prédestinés par leur structure à réagir aux influences des agents de manière à devenir ici un pôle, à tension superficielle augmentée, ailleurs un équateur à tension diminuée, cela ne permettrait d'expliquer que la première division, et l'on ne se trouverait que plus embarrassé lorsqu'il s'agirait d'expliquer comment, dans les divisions suivantes, telle région corres-

1. « The Physiology of cell division. II. The action of isotonic solutions of neutral salts on unfertilized eggs of Asterias and Arbacia (Amer. Journ. of Physiol., XXVI, April 1910, N° 1, p. 130-131).

pondant à l'équateur devient pôle, et inversement.

Une autre objection que l'on pourrait opposer non pas spécialement à la théorie de Lillie, mais en général à l'hypothèse du passage des anions à travers la membrane cellulaire devenue plus perméable : c'est qu'on ne comprend pas pourquoi ce passage s'effectuerait plutôt du dedans en dehors de la cellule que du dehors en dedans. Et comme cette hypothèse forme une partie indispensable de la conception de Lillie, cette dernière porte tout le poids de cette difficulté.

Pour vérifier ses idées théoriques, Lillie a fait un certain nombre d'expériences sur les œufs vierges d'Astérie et d'Oursin, qu'il soumettait à l'action des solutions isotoniques des sels neutres de différents métaux alcalins, en observant si quelques phénomènes ne dénoteraient pas une modification dans la perméabilité de la membrane, et si cette modification ne concorderait pas avec l'état d'activité, c'est-à-dire avec la segmentation. Les solutions des sels de Na et de K arrivent à provoquer chez les œufs d'*Asterias forbesii* et d'*Arbacia punctulata*, lorsqu'on les reporte ensuite dans l'eau de mer normale, des commencements de développement, allant chez l'Astérie jusqu'au blastula, et même, jusqu'au gastrula, et s'arrêtant chez l'Oursin, même dans les cas les plus favorables, aux premiers stades de la segmentation. Comme méthode de parthénogénèse, ce procédé ne donne donc pas de résultats satisfaisants, mais ce n'est pas ce résultat qui inté-

resse Lillie : pour son but, il suffit que l'œuf soit entré en activité. Y a-t-il un accroissement de perméabilité lié à ce phénomène? Cela est démontré par le fait que les œufs d'*Arbacia*, lorsqu'ils sont placés dans les solutions, perdent leur pigment rouge qui vient colorer le liquide [1]. Ce n'est pas tout. Les sels employés ont sur les œufs une action toxique qui se manifeste lorsque, après un tel traitement, ils sont soumis à la fécondation normale : le développement montre différentes anomalies et, si le traitement en question est suffisamment prolongé, peut être complètement arrêté. Or, le degré de toxicité des différents sels d'un même métal, qui correspond au degré de la perméabilisation qui résulte de leur action sur la membrane, se manifeste par la plus ou moins grande diffusion du pigment. Ainsi, pour les sels de Na, on trouve, dans l'ordre d'activité décroissante : l'iodure, le sulfocyanate, l'azotate, le bromure, le chlorure. Pour le K, l'ordre d'activité est le même, mais, d'une façon générale, ses sels se montrent moins actifs. Le fait que l'efficacité varie avec les anions des différents sels, le cation restant le même, parle également en faveur des théories admises par Lillie sur le rôle des anions traversant la membrane cellulaire.

4. L'idée que les variations de la perméabilité de la membrane conditionnent les phénomènes de

1. Les œufs d'*Asterias*, moins pigmentés, sont moins propres à cette expérience.

l'activité cellulaire a été développée, à la suite de Lillie, par plusieurs autres auteurs, spécialement en ce qui concerne l'œuf.

J. F. Mac Clendon (1909 et 1910) a apporté à cette idée un certain nombre de méthodes expérimentales nouvelles et de modifications de détails. Il diffère de Lillie sur certains points. Ainsi, il suppose que, dans la division cellulaire, c'est le sillon de segmentation qui est une région de tension accrue, et non les pôles. Il a étudié les changements de perméabilité de l'œuf à l'égard de divers électrolytes en mesurant la conductibilité électrique des œufs pris en masse et des œufs individuels[1], et il a pu voir que l'œuf en segmentation, fécondé ou parthénogénétique, c'est-à-dire en activité, devient plus conductible. — Il a soumis à la plasmolyse des œufs d'*Arbacia*, vierges et fécondés, et a constaté que les seconds y sont plus sensibles : cela lui montre que leur membrane est devenue plus perméable. — Il a expérimenté diverses substances colorantes sur les œufs fécondés et non fécondés, et étudié les mouvements du pigment (chez l'*Arbacia*). Dans les œufs vierges, le pigment est distribué uniformément ; dans les œufs fécondés, il est à la surface et s'accumule ensuite dans le sillon de segmentation. — L'accumulation des anions à l'intérieur d'une cellule est, d'après Mac Clendon, mise en évidence par l'expérience suivante : en

1. Cette dernière est mesurée par l'altération de l'œuf sous l'influence du courant, qui se manifeste par la formation d'une saillie à l'anode.

faisant passer par l'œuf un courant électrique, on provoque la formation d'une saillie à sa surface, du côté tourné vers l'anode. Cela s'explique en supposant qu'il s'établit, sous l'action du courant, une différence de potentiel des deux côtés de la membrane et que les anions accumulés exercent une pression du dedans en dehors, pression qui est plus forte dans les points de la plus grande différence de potentiel, c'est-à-dire là où la direction du courant est perpendiculaire à la surface de l'œuf. C'est, de même, à l'anode que commence la désagrégation de l'œuf sous l'influence du courant ; elle est due aussi à l'accumulation des anions. Cette désagrégation est produite plus facilement chez les œufs vierges, inactifs, que chez les œufs fécondés, en activité ; cela prouve que l'accumulation des anions est moins considérable chez ces derniers, autrement dit qu'un certain nombre d'entre eux ont pu traverser la membrane de l'œuf à la faveur d'une perméabilité accrue.

5. A peu près en même temps que Mac Clendon, un autre auteur, E. Newton Harvey (1909-1910), a admis aussi que l'accroissement de la perméabilité est le premier changement que présente l'œuf au début de son évolution. Aux arguments déjà donnés en faveur de cette conception, il a ajouté les résultats de ses expériences faites sur les œufs d'Oursin (*Toxopneustes variegatus*, *Hipponœ esculenta*, *Arbacia punctulata*) en vue surtout d'étudier la formation de la membrane de fécondation. Il a

expérimenté, sur ces œufs, l'action des mêmes acides que Lœb emploie comme réactifs membranogènes (acides acétique et autres) et est arrivé à cette conclusion qu'ils agissent, non pas en dissolvant les matières grasses, mais en entrant en combinaison avec une des substances qui forment la couche superficielle de l'œuf et constituent sa membrane primitive. Cette nouvelle combinaison entraîne une modification dans le degré de perméabilité de cette membrane primitive : devenue plus perméable, elle laisse sortir certaines substances, parmi lesquelles l'acide carbonique, dont le dégagement rompt l'équilibre chimique de l'œuf et le met en état d'activité qui dure jusqu'à ce qu'une nouvelle accumulation des produits de cette activité arrive à l'arrêter. D'autre part, il se produit une sortie de certaines substances qui étaient dans l'intérieur de l'œuf et qui, maintenant, durcissent au contact de l'eau de mer ; en même temps, les substances immédiatement adjacentes à la nouvelle membrane solidifiée repoussent cette membrane en absorbant de l'eau. Le tout prend l'aspect d'une membrane plus épaisse, aux contours bien accentués. Ce qui distingue les conceptions de E. Newton Harvey de celles de Lillie et de Mac Clendon, c'est qu'il se tient sur le terrain exclusivement chimique, ne faisant intervenir dans ses explications aucun des phénomènes électriques qui jouent un rôle si important chez les deux premiers auteurs.

6. Que pouvons-nous conclure au sujet de cette

tendance, toute récente, à donner une cause commune aux phénomènes si variés qui s'observent soit dans la parthénogénèse expérimentale, soit en général dans le développement de l'œuf, ou même, par une généralisation plus vaste encore, dans toute activité cellulaire? A notre avis, toute incomplète qu'elle est encore, la théorie de Lillie est une des plus suggestives, nous dirons même la plus suggestive, de toutes celles qui ont été proposées, sans en excepter celles de Lœb et de Delage. Elle a ce mérite particulier qu'elle ne laisse rien d'obscur dans l'interprétation des phénomènes, comme font celles qui invoquent des actions spécifiques aussi mystérieuses que ce qu'elles ont la prétention d'expliquer. Celle de Lillie va tout au fond des choses au lieu de nous laisser à mi-chemin. Elle fait une part à l'hypothèse, il est vrai, mais combien moindre que celle de Lœb! Et ce sont des suppositions légitimes, réduites au nombre nécessaire, et non pas un assemblage d'hypothèses s'échafaudant les unes sur les autres. De plus, la théorie est jeune et les facteurs qu'elle invoque sont, sans doute, bien loin encore d'avoir fourni tout ce qu'on est en droit d'attendre d'eux. Elle a, en outre, le mérite de rattacher le phénomène de la parthénogénèse à un bien plus grand nombre de phénomènes physiologiques, et cela par des expériences démonstratives et des comparaisons qui n'ont rien d'arbitraire.

CHAPITRE VI

THÉORIE DE BATAILLON

Parmi les théories de Bataillon, la dernière, mériterait de prendre place ici, mais nous croyons ne devoir que la rappeler, parce qu'elle est vraiment inséparable du chapitre où nous en avons fait l'exposé (IIe partie, ch. VIII).

CONCLUSION

1. **Les résultats.** — 2. **L'avenir de la parthénogénèse**. Possibilités d'extension de la parthénogénèse dans le règne animal. Son extension à des générations successives : objection provenant de la réduction chromatique. La parthénogénèse des mammifères et la parthénogénèse humaine. Difficultés particulières qu'elles présentent. Une idée nouvelle sur la possibilité de la parthénogénèse humaine. — 3. **Les différentes théories** : *a*, Théories de fait ; *b*, Théories explicatives : *Morphogénèse chimique* de Lœb ; *Morphogénèse colloïdale* de Delage ; *Morphogénèse électrique* de Lillie ; *Catalyse organique* de Bataillon. — Conclusion finale.

1. Les résultats obtenus.

Si, dans les précédents chapitres, nous avons convenablement fait comprendre ce qu'est la parthénogénèse expérimentale, quel est son but, quelle a été son évolution au travers des travaux des biologistes qui se sont attachés à son étude, quels résultats enfin elle a fournis ; si nous avons de tout cela tracé un tableau suffisamment clair et expressif, le lecteur ne fermera pas ce volume sans tomber d'accord avec nous que nous n'avons rien exagéré en affirmant, dans la préface, qu'il n'y a nulle part dans la biologie générale une étude plus fas-

cinante, nous dirions presque plus émouvante, une science qui, entrée d'hier dans le cadre des sciences positives, ait réalisé de façon plus complète des espérances plus hardies, on pourrait presque dire plus déraisonnables. Tandis que dans la science de l'évolution on en est encore à attendre une espèce incontestablement nouvelle et authentique et incontestablement créée par l'homme, ici c'est par dizaines qu'on a contraint les espèces à la parthénogénèse expérimentale, c'est par millions que de nombreux expérimentateurs ont obtenu des segmentations d'œufs vierges et des larves nageantes; et même l'un des auteurs de cet ouvrage a réussi, chez une espèce, à prouver la parfaite viabilité de ces larves, en les élevant jusqu'à la forme adulte, pourvues des produits sexuels de la seconde génération, et en fermant ainsi le cycle évolutif de la parthénogénèse expérimentale. Jamais l'homme n'a donné une preuve plus éclatante de la puissance de son action sur la substance vivante que le jour où il a pu remplacer par une simple action physico-chimique l'intervention mystérieuse et si infiniment délicate du spermatozoïde dans la génération, sans modifier en rien la nature du produit.

2. L'avenir de la parthénogénèse.

Est-il permis, devançant les siècles à venir, de prédire ce que deviendra la parthénogénèse expérimentale, à quels résultats elle aboutira? For-

muler des affirmations en pareille matière serait absurde quand l'exemple du passé nous montre que dans des questions moins complexes, telles que l'aviation ou la télégraphie sans fil, les réserves les plus sages ont été folles et les prévisions les plus folles ont été la sagesse.

Nous tenterons cependant de donner notre sentiment, en faisant les réserves les plus expresses sur la valeur de nos prévisions.

Il ne semble pas qu'il y ait aucune bonne raison de douter que les espèces, aujourd'hui fort nombreuses, où les tentatives de parthénogénèse ont fourni des résultats plus ou moins rudimentaires, ne puissent être conduites jusqu'à la fermeture de leur cycle évolutif. Ce n'est là qu'une question d'élevage qui, bien qu'en pratique elle puisse être fort délicate, ne présente aucune difficulté théorique, puisque, de par les expériences faites sur l'Oursin commun, ces larves peuvent être non moins viables que celles issues de la fécondation.

Toute autre est la question de savoir si cette parthénogénèse expérimentale rencontrera, dans certains phénomènes, dont nous allons parler, un obstacle infranchissable à sa continuation, ou si elle pourra être poursuivie pendant des générations successives en nombre restreint ou illimité. Ici, en effet, à l'inverse de la parthénogénèse naturelle, l'œuf que l'on force à se développer a subi la réduction chromatique et la larve qui en provient se trouve n'avoir reçu à l'origine qu'un nombre de

chromosomes inférieur de moitié à celui qui caractérise l'espèce; en sorte que le nombre des chromosomes, diminué de moitié à chaque génération, se trouverait bientôt réduit à l'unité, interdisant ainsi toute réduction nouvelle et supprimant par là un des phénomènes essentiels de la maturation. Il est même permis de se demander si, avant d'atteindre cette limite extrême, la réduction du nombre des chromosomes ne deviendrait pas rapidement incompatible avec le fonctionnement vital ou, avec la réalisation par la larve des caractères spécifiques liés, si du moins on en croit la théorie de Weismann, aux chromosomes.

Le fait que les Oursins adultes obtenus par l'un de nous, ainsi que nous avons dû le rappeler plusieurs fois déjà, ne différaient en rien de la forme ordinaire, autorise à penser qu'au moins la première réduction de moitié n'inflige à l'animal aucune déchéance. Mais ce nombre réduit de chromosomes resterait-il ainsi réduit à travers les générations successives? Rien n'empêche, en effet, que pendant l'une quelconque des divisions successives, comme nous l'avons dit au chapitre II, dans les lignées cellulaires de l'ontogénèse, le nombre normal ne se rétablisse par simple dédoublement, au moment du sectionnement du spirème.

L'obtention de générations successives de parthénogénèse expérimentale trancherait à coup sûr cette question litigieuse, car si l'on peut, chez l'Oursin, hésiter, en raison de l'extrême délicatesse de ces observations, entre 16 et 32 chromosomes,

on ne pourrait plus hésiter entre 32 et 8, 4, 2 ou 1.

Il n'est guère permis de douter non plus qu'on ne réussisse à obtenir la parthénogénèse expérimentale chez au moins un grand nombre des formes où on ne l'a pas encore cherchée, ou même de celles qui s'y sont montrées réfractaires, dans les groupes où des recherches analogues ont été couronnées de succès et aussi dans les groupes voisins qui n'en diffèrent par rien d'essentiel sous ce rapport, c'est-à-dire dans la presque universalité du monde animal. Peut-être certaines formes s'y montreront-elles éternellement rebelles, soit par suite de la constitution intime de l'œuf, soit plutôt en raison de quelque circonstance accessoire, telles que coque imperméable, fragilité spéciale du protoplasma, altérabilité au contact de l'air ou de l'eau, ou éducation au sein du tissu maternel. Mais ce sont là des contingences qui n'ont rien de significatif. Ce qui est plus probable, c'est qu'on ne se donnera pas la peine de rechercher partout un processus établi d'une façon suffisamment générale et à l'intérêt duquel n'ajouterait rien de fournir quelques exemples de plus.

Par contre, une question des plus délicates et des plus difficiles, se dresse : celle de savoir si la parthénogénèse expérimentale pourra jamais être appliquée aux mammifères et à l'homme. On pense bien que cette question n'a pas manqué de préoccuper vivement ceux à l'esprit de qui elle s'est présentée. Dès les premiers travaux de Lœb, on a

pu lire dans les journaux américains les élucubrations les plus extravagantes, telles que les pouvaient concevoir des journalistes sans aucune teinture des questions qu'ils traitaient et moins préoccupés de dire des choses justes et raisonnables que de frapper l'esprit du bon public innocent. A les en croire, on n'aurait pas été bien loin d'élever des animaux domestiques et des enfants nés sans le secours des mâles par une opération réglée scientifiquement et presque commercialement, à la manière dont on élève les alevins de truite.

L'un des auteurs de ce volume a même reçu, à l'époque où ses expériences venaient de faire quelque sensation dans la grande presse, des lettres signées de noms féminins, où on le félicitait, en termes dithyrambiques, d'avoir enfin délivré la femme de la honteuse sujétion qui l'oblige à recourir à l'homme pour devenir mère.

Un romancier ou un auteur dramatique aurait beau jeu à montrer les inextricables difficultés qui pourraient résulter pour l'espèce humaine, pour les sociétés humaines, de la découverte d'un moyen pratique d'obtenir la parthénogénèse humaine.

Mais nous n'en sommes pas là, car une difficulté toute spéciale surgit lorsque l'on passe des animaux ovipares aux mammifères. Ce ne serait pas en effet résoudre le problème dans toute son ampleur que d'arriver à extraire un œuf de l'organisme maternel, soit en sacrifiant ce dernier, soit en lui imposant une opération chirurgicale, et à le soumettre

dans l'étuve à la fécondation chimique, pour le greffer ensuite dans l'utérus vierge au moyen d'une seconde opération. Il y aurait là, à coup sûr, si tant est qu'une pareille série de difficultés presque surhumaines puisse jamais être surmontée, un résultat d'un intérêt tout à fait capital au point de vue théorique. Mais, pratiquement, ce serait d'une application infiniment restreinte. Aussi n'est-ce pas ainsi que l'ont entendu les auteurs de prophéties à bon marché auxquels nous avons fait allusion. Ils prévoient la parthénogénèse féminine au moyen du traitement de l'œuf par l'intermédiaire de l'organisme maternel. Or, cela paraît à peu près irréalisable par le fait que l'intermédiaire entre l'œuf et l'organisme maternel est le sang de la mère, auquel il faudrait ajouter, pour influencer convenablement l'ovule, des substances modifiant violemment sa constitution et incompatibles avec la composition très spéciale et très constante qu'il doit conserver pour entretenir la vie. Du moins, est-on autorisé à juger ainsi tant que l'on n'aura pas trouvé comme agent parthénogénisant autre chose que les acides, les alcalis, les sels, les solutions hypertoniques, jusqu'ici universellement employés et qu'on ne les aura pas remplacés par quelque ferment à la fois innocent et actif, permettant d'apporter un aussi violent trouble dans l'évolution de l'ovule, sans nuire à l'organisme maternel. Dire que pareil miracle ne pourra jamais être réalisé, serait pécher contre la réserve dont nous avons montré nous-même la nécessité.

Cependant, tout récemment, une idée nouvelle a été émise qui fait voir la question sous un jour différent et permet d'entrevoir non seulement la possibilité ultérieure de la parthénogénèse humaine, mais sa réalisation déjà effectuée sans qu'on l'ait soupçonnée. C'est précisément l'un des auteurs de cet ouvrage qui a exposé cette idée dans un article paru pendant que ces pages étaient sous presse. Nous avons parlé plus haut (ch. VIII, IIe partie, p. 185 et suiv.), des expériences de O. et G. Hertwig sur la parthénogénèse par la fécondation au moyen de spermatozoïdes irradiés. Nous ne répéterons pas ce qui a été dit dans ce chapitre, auquel nous prions le lecteur de se reporter. Nous nous permettrons de faire, pour l'exposé de l'idée à laquelle nous venons de faire allusion, de larges emprunts à l'article original [1].

Voici dans quels termes la chose est exposée dans cet article :

En dehors du radium et des rayons X dont les effets sont bien connus, les poisons ne manquent pas que l'homme absorbe volontairement ou contre son gré et dont l'action se manifeste sur les éléments sexuels et sur les embryons auxquels ils donnent naissance : au premier rang est l'alcool auquel on peut ajouter la morphine, la cocaïne, peut-être la nicotine, et aussi le virus syphilitique, et bien d'autres. Il n'est pas absurde de supposer que ce qui s'est passé pour les Grenouilles de

1. Voir : YVES DELAGE : « La parthénogénèse peut-elle exister dans l'espèce humaine? » (*Biologica*, N° de mai 1913).

Hertwig puisse se produire aussi chez l'homme.

Pour fixer les idées, prenons l'alcool pour exemple : modérément lésé par ce poison, le spermatozoïde se prête à l'amphimixie, influence l'ensemble des cellules de l'embryon et détermine des malformations plus ou moins accentuées ; profondément altéré par ce même poison, il se refuse à l'amphimixie et détermine, à la manière d'un agent banal, un développement parthénogénétique.

Comme chez la Grenouille, cela se pourrait reconnaître à ce que le produit, quoique peut être faible et de médiocre venue, serait entièrement indemne de la tare spécifique du père et, d'ailleurs, dépourvu de tout caractère de la lignée paternelle[1].

Ainsi, il n'est pas impossible qu'il existe dans l'espèce humaine des individus parthénogénétiques, produits de parthénogénèse mâle ou femelle, que peut être nous croisons dans la rue sans nous

1. Le cas où c'est l'œuf qui a été irradié et où la fécondation a été effectuée par le spermatozoïde sain est entièrement symétrique du précédent, et tout ce qui a été dit de ce dernier peut s'appliquer à lui, sauf les réserves suivantes. A la limite, quand le noyau ovulaire, profondément altéré, ne prend plus aucune part à l'évolution ultérieure, c'est le noyau spermatique qui constitue à lui seul le noyau de l'œuf fécondé : on dit alors qu'il y a *parthénogénèse mâle.* Ce terme se justifie dans une certaine mesure, mais la situation est bien moins nette que dans la parthénogénèse femelle, car, dans ce dernier cas, l'œuf fournit à lui seul la totalité des éléments de l'embryon, tandis que dans la parthénogénèse mâle la totalité du cytoplasme de l'œuf et plus tard de l'embryon reste d'origine maternelle. Or, il n'est pas du tout démontré, malgré ce qu'en disent certains auteurs, que le cytoplasme ne soit le substratum d'un caractère héréditaire.

douter de l'extraordinaire singularité de leur origine, et cela, parce que cette singularité ne se révèle pas par des caractères évidents et d'interprétation facile.

C'est par l'observation attentive des cas susceptibles de présenter cette éventualité que l'on pourra arriver à se former une opinion sur ce sujet; il y a là un travail hautement intéressant digne d'exciter le zèle des biologistes. C'est surtout aux médecins, et en particulier à ceux qui soignent une même famille pendant plusieurs générations et connaissent à fond l'histoire nosologique de tous ses membres qu'il appartient de faire ce travail.

Mais la question a une autre face. Des phénomènes comparables à ceux des embryons des Grenouilles de Hertwig, dont nous venons de rappeler l'histoire, se rencontrent aussi dans les fécondations bâtardes.

Nous avons exposé (ch. VIII, IIe partie) les expériences où Kupelwieser et Lœb ont montré que, lorsque l'on tente la fécondation artificielle au moyen d'un sperme appartenant à une espèce extrêmement éloignée, il y a parfois fécondation sans amphimixie et, par conséquent, parthénogénèse au sens le plus profond de ce mot. C'est ainsi que ces auteurs ont obtenu des développements d'œufs d'Échinodermes traités par le sperme de Mollusques.

Ainsi, l'on peut généraliser et dire que la désharmonie entre les chromatines paternelle et maternelle peut déterminer la parthénogénèse, que cette désharmonie soit due à une altération pathologique

de l'une ou de l'autre, ou à la trop grande différence spécifique entre l'une et l'autre.

Eh bien, ici aussi, il est permis de songer à l'extension de ce processus à l'espèce humaine.

On admet, je crois, généralement que toutes les races humaines sont fécondes entre elles, mais il a été fait cependant certaines réserves à cet égard et il a été question d'infécondité ou de fécondité diminuée entre certaines races très éloignées. Il ne serait donc pas impossible que, dans les cas extrêmes de cette catégorie, la désharmonie entre les chromatines paternelle et maternelle soit assez accentuée pour exclure l'amphimixie et déterminer la parthénogénèse. Des recherches seraient nécessaires non seulement, comme cela va de soi, pour confirmer ces conclusions, mais même pour en affermir les prémisses.

On peut même, pour être complet, faire ici une discrète allusion aux faits très exceptionnels, mais cependant certains, de rapports sexuels entre des êtres humains de l'un ou l'autre sexe et des animaux. La différence d'espèces n'est certainement pas ici plus grande qu'entre des Échinodermes et des Mollusques qui ont fourni des résultats positifs à Kupelwieser et à Lœb. Mais, ici, l'expérimentation et même la simple enquête présentent des difficultés particulières.

Il y aurait grand intérêt pour les médecins et les vétérinaires, comme aussi pour les botanistes et les horticulteurs, à examiner de ce point de vue des faits qui ont pu passer inaperçus parce que

l'attention n'était pas attirée sur eux. Ils devront surveiller avec un soin minutieux tous les faits de dissociation de caractères qui se produiraient à la première génération bâtarde, contrairement à la règle de Mendel.

Toute l'histoire de l'hérédité unilatérale est peut-être à reprendre de ce point de vue[1].

3. Les théories de la parthénogénèse.

Si dans les études de parthénogénèse expérimentale les résultats matériels ont dépassé les prévisions les plus optimistes, par contre les conclusions théoriques sont restées au-dessous des espérances légitimes. Après de si nombreuses et si intéressantes recherches, après tant de labeur assidu, tant de sagacité dépensée par les travailleurs les plus éminents, on est encore à attendre une théorie bien adéquate à tous les faits, expliquant de façon satisfaisante par quels moyens les agents employés déterminent le résultat. Ce n'est pas que les théories manquent : il n'y en a que trop, au contraire, et leur nombre même est la preuve de leur insuffisance.

1. Au moment de la correction des épreuves, nous recevons le travail de O. Hertwig : *Versuche an Tritoneneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung* (Arch. Mikr. Anat., t. 82, 1913), dans lequel l'auteur suggère l'idée d'une parthénogénèse produite chez les mammifères par l'irradiation des spermatozoïdes employés à la fécondation artificielle.

Deux circonstances viennent aggraver la difficulté. La première, c'est que, dans les expériences les mieux réussies, au moyen des agents les plus fidèles, les œufs d'une même espèce, d'un même individu, d'un même ovaire, traités de façon identique, se comportent de façon différente. A plus forte raison en est-il ainsi pour les œufs d'individus différents de la même espèce, traités de façon identique, à des jours différents. Tandis que les uns se développent en larves, les autres restent inattaquables ou meurent en se désagrégeant. C'est la preuve que nous ne connaissons pas tous les facteurs du déterminisme du processus, et, en présence de cette lacune, comment s'étonner si l'on n'arrive pas à connaître à fond ce déterminisme ?

La seconde circonstance est qu'il n'y a pas de méthode générale pour déterminer la parthénogénèse. Chaque espèce est justiciable d'un procédé différent, et quand ils passent d'une espèce à l'autre, les travailleurs les plus expérimentés doivent créer des méthodes nouvelles où leurs connaissances antérieures ne leur servent de guide que pour les indications générales.

Il est résulté de là que chaque auteur, à la suite de ses expériences sur une espèce donnée, a émis des conclusions valables peut-être pour cette espèce, mais non applicables aux autres. Voilà pourquoi, lorsqu'on rapproche leurs conclusions, on les trouve non seulement différentes, mais souvent inconciliables.

Aussi est-ce une tâche pénible et déconcertante que de résumer en un chapitre tel que celui-ci des conclusions théoriques qui n'ont entre elles presque aucun lien et qui, presque toutes, contiennent sans doute quelques parcelles de vérité, sans qu'aucune puisse être acceptée comme complète et définitive.

Nous allons cependant, puisque nous ne pouvons nous soustraire à cette obligation, nous efforcer ici de donner une idée générale des diverses théories de la parthénogénèse expérimentale.

a) *Les théories de fait.* — Les premiers expérimentateurs s'occupaient moins d'expliquer les phénomènes que de les obtenir, à une époque où cette obtention même était déjà une surprenante nouveauté. Aussi leurs théories n'ont-elles que peu ou point la prétention d'expliquer au fond les phénomènes et se bornent-elles en quelque sorte à les énoncer dans une proposition dogmatique. Au contraire, les observateurs récents ont cherché à aller au fond des choses, mais leurs théories perdent en certitude ce qu'elles gagnent en pénétration, car pour combler les lacunes de l'observation elles font appel à des hypothèses contestables.

D'après ce que nous venons d'expliquer, on voit que ces théories dépendent surtout de la nature du procédé mis en œuvre pour obtenir le résultat. C'est donc la nature de ces procédés qui va nous servir de guide pour les classer.

Les expérimentateurs qui ont obtenu le déve-

loppement d'œufs vierges par des actions mécaniques (Tichomiroff, Mathews...) ou par des actions physiques simples, comme le chauffage (Bataillon, R.-S. Lillie...), ont attribué la segmentation de l'œuf à une *excitation*, sans préciser autrement la nature de celle-ci. C'est là une explication bien vague et bien incomplète, et, cependant, sous la forme plus élaborée que lui a donnée à la suite des recherches récentes l'un des auteurs de ce volume, elle acquiert une signification plus suggestive et mérite d'être prise en considération. (Voir plus loin, p. 323.)

Les premiers expérimentateurs qui ont soumis les œufs d'espèces aquatiques, généralement marines, à l'action de substances dissoutes dans leur milieu ambiant ont attribué à ces substances le résultat observé, en visant simplement leur action chimique, sans envisager et peut-être sans remarquer les modifications physiques qu'elles pouvaient introduire dans le milieu ambiant, telles que : accroissement de concentration, augmentation de la pression osmotique, charges électriques éventuelles, etc. ; c'est la théorie fruste et rudimentaire de *l'action spécifique des substances chimiques*. Au point de vue explicatif, elle ne vaut guère mieux que la vertu dormitive de l'opium et cependant elle ne doit pas être rejetée avec le dédain qu'on semble avoir eu pour elle lorsqu'on a fait intervenir des explications plus pénétrantes, car tout au moins consacre-t-elle un fait qui reste vrai, quoi qu'on en dise : c'est que la composition chimique

des solutions joue un rôle capital, indépendamment de leurs propriétés physiques : pression osmotique, ionisation, charges électriques, etc.

Allant plus avant dans cette voie, d'aucuns ont remarqué que les différents sels formés au moyen d'un même acide ou plus souvent d'une même base avaient des propriétés comparables et pouvaient, dans une certaine mesure, se remplacer les uns les autres, d'où l'idée d'attribuer la responsabilité du résultat non plus à la molécule entière d'une substance donnée, mais à l'un des atomes ou complexes d'atomes qui la constituent. Et comme des expériences d'un autre ordre montraient les molécules rompues en leurs ions constitutifs et le rôle actif dépendant, au point de vue chimique, de ces molécules rompues et non des molécules entières, on a invoqué l'*action spécifique des ions*.

Comment agissaient ces substances, ces atomes, ces molécules, ces ions, on ne chercha point tout d'abord à se le demander. Quelques-uns cependant, s'efforçant de pénétrer plus avant dans l'explication du phénomène, imaginèrent que les ions, au lieu d'agir en quelque sorte du dehors, à titre d'éléments du milieu ambiant, s'incorporaient, en modifiant ses propriétés, au protoplasma lui-même, à côté des éléments similaires constitutifs de celui-ci, ou même à leur place, d'où la théorie des *ions-protéides* (Lœb). Le terme est suggestif et mérite sans doute d'être retenu, mais il ne faut pas oublier que tout est à faire pour justifier cette conception et voir où elle peut conduire.

Que les ions-protéides soient imaginaires ou réels, la question peut se poser de savoir s'il y a échange entre les ions des électrolytes du protoplasma et ceux du milieu ambiant, car, si cet échange a lieu, les interactions de ces éléments peuvent être beaucoup plus intimes et actives. Les premiers observateurs ne se la sont point posée, soit qu'ils admissent *a priori* que cet échange était certain, soit qu'ils le crussent inutile. Quelques observateurs récents ont jugé avec raison que cette question était capitale. Ils en ont tenu compte dans leurs expériences et l'ont introduite dans leurs théories. De là sont nées les théories de la perméabilité relative dans lesquelles on admet (R. S. Lillie et autres) que la membrane ovulaire est en tout temps perméable aux ions les plus petits, toujours imperméable à certains ions très gros, et, pour les ions moyens, tantôt perméable, tantôt imperméable selon des conditions plus ou moins définies. Cette ingénieuse et très suggestive théorie offre des ressources nouvelles et inattendues par le jeu d'actions, capables de se combiner de façons variées pour engendrer les résultats voulus. Malheureusement, on ne sait encore que bien peu de chose sur ces variations naturelles ou expérimentales de la perméabilité des membranes cellulaires, et des hypothèses bien lourdes sont échafaudées sur des observations rares et menues.

Les ions, comme on sait, sont porteurs de charges électriques, et ces charges peuvent, par leurs attractions et répulsions sur les granules du proto-

plasma, déterminer des redistributions de substances à l'intérieur de l'œuf, des variations dans la tension superficielle de sa membrane à l'équateur et au pôle (R. S. Lillie, Mac Clendon), ou, enfin, suivant le signe de leurs charges par rapport à celles des granules protoplasmiques, déterminer des coagulations et des liquéfactions de colloïdes (Delage), tous phénomènes offrant, au moins en théorie, des ressources très avantageuses pour l'explication des actes de la division cellulaire.

Ainsi que nous l'avons fait remarquer plus haut, l'addition de substances nouvelles au milieu ambiant où vivent les œufs ne va pas sans modifier et, en général, accroître la concentration moléculaire de ce véhicule, concentration d'où dépend sa pression osmotique à l'établissement de laquelle contribue, pour l'accroître encore, la rupture des molécules en leurs ions constitutifs. De là une nouvelle propriété physique du milieu ambiant qui, primitivement isotonique aux œufs et indifférent à leur égard, devient, après ces additions, hypotonique ou hypertonique par rapport à ceux-ci et les modifie en les hydratant ou les déshydratant. On a vu, dans les chapitres précédents, quel rôle tout à fait capital on a fait jouer aux propriétés déshydratantes des solutions hypertoniques. D'où des procédés, variés dans le détail, ayant tous pour base la *déshydratation* par les *solutions hypertoniques*.

Il n'est pas d'agent dont l'efficacité soit étendue à un plus grand nombre d'espèces et qui, par

conséquent, prenne place à titre principal ou accessoire dans un plus grand nombre de théories. Mais, si l'on met à part une des théories modernes dont nous allons avoir à parler, les auteurs ne semblent guère s'être préoccupés d'expliquer comment la déshydratation pouvait entraîner la parthénogénèse. On a le sentiment d'une sorte d'acquiescement tacite à l'idée que la déshydratation active l'énergie du protoplasma et le met en situation de réaliser ce qui n'existait chez lui qu'à l'état potentiel, comme on en voit un exemple frappant dans le phénomène même de la fécondation normale.

b) Les théories explicatives. — Ainsi que nous l'avons fait remarquer plus haut, les théories modernes sont les seules où l'on trouve le souci d'expliquer le mode d'action des agents employés, de façon un peu plus précise qu'en rapprochant seulement la cause du résultat final. Malheureusement, cette précision plus grande ne s'acquiert guère que par l'introduction d'hypothèses non démontrées, en sorte que la théorie perd en solidité ce qu'elle gagne en profondeur. Il y a même une certaine proportionnalité inverse entre ces deux qualités et l'on peut dire que plus elle pénètre dans le détail de l'explication, plus elle est incertaine et fragile.

Les théories auxquelles nous faisons allusion ici sont au nombre de trois, celles de Lœb, Delage et Lillie, auxquelles nous ajouterons la dernière théorie de Bataillon, bien qu'à elle ne s'applique ni

l'éloge d'être une théorie pénétrante et fouillée, ni le blâme d'avancer plus que ne contiennent les faits.

Théorie de Lœb. — La théorie de Lœb est extrêmement touffue ; nous l'avons exposée avec détail et ne reviendrons pas sur ce qui a été dit; mais nous devons en faire sentir ici le caractère général. Ce caractère est d'être chimique, rigoureusement chimique, exclusivement chimique. Le point de vue chimique est dans la mentalité de l'auteur ; il le suit comme son ombre et, bien que la chose ne soit nulle part exprimée dans ses écrits, on comprend que, pour lui, les phénomènes mécaniques et morphologiques de la division de l'œuf, n'ont qu'un intérêt secondaire et ne méritent point d'explication spéciale. Pour lui, il faut et il suffit que l'on rende compte de l'existence dans l'œuf à chacune des phases de son évolution, de la présence à son intérieur des substances chimiques dont il a besoin à ce moment. Si ces substances sont présentes, leur distribution et les modifications morphologiques qui en sont les conséquences se produiront d'elles-mêmes.

Ces phases sont au nombre de trois. La première est caractérisée par l'apparition de la membrane; la deuxième par la première division du noyau; la troisième par les divisions nucléaires ultérieures. Le problème consiste à montrer comment les agents intervenant à ces différentes phases peuvent produire les substances chimiques dont la présence est requise.

Pour la première, des agents lipolytiques ou autres attaquent la couche superficielle du protoplasma et donnent naissance à la membrane, déterminant, comme corollaires de sa formation, des oxydations de nature fâcheuse qui aboutiraient, si on les laissait se développer, à la destruction de l'œuf par cytolyse.

Dans la seconde phase, une solution hypertonique, très légèrement alcalinisée et contenant de l'oxygène, produit des oxydations nouvelles, qui ont pour but de contrôler celles de la phase précédente, de les redresser, de les orienter dans une direction nouvelle qui aboutisse, non plus à la cytolyse, mais à la formation de nucléine aux dépens du cytoplasma. Cette nucléine, c'est-à-dire la substance nucléaire nécessaire au noyau pour s'accroître et se diviser, étant maintenant présente dans l'œuf, cette division se produit sans qu'on ait besoin de faire appel à des forces particulières pour l'expliquer.

C'est ici qu'on voit apparaître pour la première fois une tentative d'explication plus pénétrante du mode d'action des solutions hypertoniques : elles détermineraient des oxydations non point directement en qualité d'agents oxydants, ce qui serait peu admissible, mais en produisant, comme conséquence de la déshydratation, des changements dans les équilibres chimiques et dans les équilibres de dissociation des électrolytes incorporés au protoplasma, dont les oxydations seraient la conséquence.

Dans la troisième phase, l'œuf a été reporté dans son milieu normal, l'eau de mer, et il n'y a plus d'agents spéciaux auxquels on puisse faire appel pour expliquer la continuation des phénomènes. Aussi l'auteur attribue-t-il la poursuite de la division nucléaire à une continuation de la formation de nucléine aux dépens du cytoplasma par l'effet d'une action autocatalysante du ou des noyaux déjà formés.

Cette théorie que l'on pourrait caractériser par l'étiquette de *morphogénèse chimique*, est intéressante et suggestive, mais hautement hypothétique, hypothétique non seulement dans son principe même du pouvoir morphogène de la constitution chimique, mais aussi dans les réactions chimiques attribuées aux agents employés, hypothétique, enfin, dans le prétendu rôle catalyseur d'une substance déjà présente dans le cytoplasma pour aider à la formation de nouvelles quantités de cette substance, en contradiction avec les principes les mieux établis de la physiologie générale.

Théorie de Delage. — Bien différent, on pourrait dire presque inverse, est le point de vue qui règne dans la théorie de Delage. Ici, au contraire, il est implicitement admis que l'œuf possède en lui les substances chimiques nécessaires à son évolution, soit actuellement présentes, soit en état de se former sous la seule influence des conditions banales qu'il rencontre dans son milieu. La préoccupation de l'auteur est d'expliquer les phénomènes morphologiques que comporte la division de l'œuf,

et, dans ces phénomènes, ce dont il cherche l'explication, c'est l'apparition des parties qui contribuent à la structure de l'œuf, à titre d'éléments figurés, dans les phases successives de sa division, comme s'il admettait implicitement que ces parties prendront la place et l'arrangement qui leur convient sous l'influence des forces moléculaires en action dans l'œuf, sans qu'il soit besoin de les y contraindre par une influence spéciale. Les éléments figurés auxquels il est ici fait allusion sont les membranes cellulaire et nucléaire, les centrosomes, les filaments achromatiques des asters et des fuseaux et enfin les microsomes tant du cytoplasma que des filaments chromatiques. Il considère que ces parties apparaissent ou disparaissent dans le protoplasma, selon qu'elles se trouvent à l'état de *gel* ou de *sol*, c'est-à-dire à l'état coagulé ou à l'état dissous, dans le complexe colloïdal qui constitue le protoplasma. Cette théorie peut donc être inscrite ici sous le titre de *morphogénèse colloïdale*. En effet, elle explique le mode d'action des agents parthénogénisants en leur donnant pour fonction de déterminer, ainsi qu'il est naturel pour des électrolytes agissant sur les colloïdes, les coagulations et liquéfactions nécessaires au moment voulu. D'ailleurs, sa méthode ne comporte que deux opérations successives pour provoquer la première coagulation et la première solution, suffisant, d'après l'auteur, à déclancher la série des coagulations et des solutions ultérieures nécessaires dans l'ordre voulu.

Le point faible de cette théorie est qu'elle attribue aux forces intrinsèques de l'œuf un rôle non démontré : celui d'achever, dans la première division, la seule dont on ait à rendre compte, les phénomènes autres que les deux directement déterminés par l'action des réactifs.

Théorie de Lillie. — La troisième théorie, celle de Lillie, n'est pas sans analogie avec la précédente et procède, comme elle, d'une conception tout à fait opposée à celle de Lœb. Ici aussi, l'auteur ne se préoccupe point de déterminer ou d'expliquer l'apparition des substances chimiques nécessaires à chaque phase de l'évolution. Comme Delage, il est morphogéniste, mais il se préoccupe des forces moléculaires en action dans l'œuf et des changements produits dans la forme de l'œuf et dans la distribution des matériaux à son intérieur sous l'influence de ces forces, plutôt que de l'apparition des éléments figurés qui font partie de la première structure.

Pour lui, ces forces sont surtout de nature électrique et sont engendrées par les charges des électrolytes de l'œuf et du milieu ambiant, réagissant les unes sur les autres et ensemble sur celles des granules du protoplasma ovulaire.

Pour assurer à ces charges électriques, portées par les ions auxquels elles sont attachées, le moyen d'aller produire leurs effets partout où ils sont nécessaires, il imagine, d'ailleurs, en se fondant sur l'interprétation légitime de certaines expériences, de doter les agents parthénogénisants, concurrem-

ment avec les produits normaux du métabolisme cellulaire, du pouvoir de faire varier la perméabilité de la membrane de façon à permettre aux ions, avec leur charge, de traverser cette membrane dans un sens ou dans l'autre, selon le cas. C'est là une hypothèse élégante, ingénieuse et fertile. Grâce à elle, il explique dans une certaine mesure les phénomènes de la division de l'œuf par les variations de la tension superficielle et par la distribution du cytoplasma à l'intérieur de l'œuf. On pourrait désigner cette théorie sous l'étiquette de *morphogénèse électrique.*

Son point faible consiste en ce qu'elle exige une polarisation des forces moléculaires qui, non seulement n'apparait pas comme conséquence naturelle des forces mises en présence, mais est en contradiction avec la distribution parfaitement uniforme de toutes ces forces.

Théorie de Bataillon. — Nous n'avons plus qu'un mot à dire de la quatrième des théories modernes réservées pour être présentées à cette place. C'est celle de Bataillon, qui invoque l'action catalytique des substances organiques d'origine nucléaire, introduites dans l'œuf par piqûre, en même temps que peut-être une certaine déshydratation est produite par l'issue d'une petite quantité d'eau par l'orifice de la piqûre, les œufs étant à sec au moment de cette opération. Cette théorie pourrait être désignée sous l'étiquette de *catalyse organique* et *hétéroplastique*, pour rappeler que le catalyseur n'est plus une substance chimique, mais un produit d'êtres

organisés pouvant être très différents de celui qui a fourni l'œuf.

L'auteur ne cherche point à pénétrer profondément dans l'analyse du phénomène, mais il profite de la précision qu'a prise le terme de catalyse, désignant aujourd'hui, non plus, comme pour les anciens chimistes, *une action de présence*, mais une action *accélératrice*, permettant de s'accomplir à certains phénomènes qui, sans cela, eussent été trop lents pour se manifester. Il faut bien reconnaître, d'ailleurs, que cette accélération n'est guère moins mystérieuse dans ses causes que l'ancienne action de présence.

Conclusion finale. — En présence de tant de théories discordantes, n'ayant entre elles que peu de points communs et qui toutes, cependant, sont plus ou moins adéquates aux faits pour lesquels elles ont été imaginées, le rôle du critique n'est point aisé ; où est la vérité dans tout cela? Trouver en quel point chaque théorie est en défaut, ou tout au moins ne mérite pas confiance est relativement aisé, mais il est difficile, sinon impossible, de réunir ce qui, dans chacune d'elles, paraît justifié, pour en constituer un ensemble ayant quelque homogénéité.

En réfléchissant à ces difficultés, deux manières de voir se présentent à l'esprit.

D'après la première, la diversité extrême des méthodes et des théories de la parthénogénèse serait le juste reflet d'une diversité existant dans les choses

elles-mêmes. Les œufs des diverses espèces seraient les uns sensibles, les autres indifférents aux divers moyens d'action, en raison de différences positives existant dans leur structure. Les raisons pour lesquelles les uns se développent, les autres résistent à telles ou telles conditions, seraient différentes pour les uns et pour les autres : il y aurait, en un mot, diverses sortes de parthénogénèses et diverses raisons du développement parthénogénétique. S'il en est ainsi, il n'y a rien de plus à faire que de perfectionner chaque théorie particulière, de la creuser et de combler les lacunes que laissent entre elles les hypothèses auxquelles elle a eu recours.

Peut-être, dans ce cas, faudrait-il en arriver à cette conclusion proposée par Delage, comme solution provisoire, que ce qui est spécifique dans la parthénogénèse expérimentale, ce n'est pas l'agent parthénogénisant, ce n'est pas la cause efficiente, mais la réaction de l'œuf. L'œuf, organisme constitué de telle façon qu'il ne peut évoluer qu'en se segmentant, répondrait par sa réaction spécifique, la segmentation, aux excitations de toute nature.

Il en serait des œufs comme de la rétine, par exemple, qui ne réagit en aucune façon aux excitations sonores mais qui, excitée par un choc, une pression, une action chimique, ou une vibration lumineuse, répond dans tous les cas par une sensation de lumière. Cela expliquerait dans une certaine mesure la diversité des résultats en présence de causes semblables, et leur similitude en présence de causes diverses. Ce n'est là qu'une expli-

cation bien vague et bien peu pénétrante. Ce n'est pas à dire pour cela qu'elle ne contienne pas quelques parcelles de vérité.

D'après la seconde manière de voir, sous la diversité des causes apparentes se cacheraient un ou quelques facteurs efficients, les mêmes dans tous les cas, qui seraient la cause immédiate de la segmentation. Pour prendre un exemple, ce serait quelque chose comme si le brossage, la chaleur, les ions, l'hypertonie, les charges électriques etc., etc., déterminaient, les uns ou les autres, selon les cas, une modification de tension superficielle ou de perméabilité, ou une réaction chimique ou colloïdale, qui serait la vraie cause de la division. Cela nous paraît plus probable que l'hypothèse précédente, comme étant plus en rapport avec l'uniformité que présentent chez les êtres vivants les grands processus généraux.

Quel est ce facteur commun, quelle est cette cause intime cachée sous des contingences apparentes ? c'est ce que nous diront peut-être les recherches futures. C'est à les déterminer que doivent tendre leurs efforts.

FIN.

GROUPE ZOOLOGIQUE				GENRES ET ESPÈCES	OBSERVATIONS
EMBRANCHEMENT	CLASSE	ORDRE	FAMILLE		
ÉCHINODERMES	ASTÉRIDIES.			Asterias glacialis, Astropecten, Asterina gibbosa, Asterachanthion rubens.	Parthénogénèse accidentelle. Cas rares, pour certains douteux; développement n'allant pas au delà du stade blastula.
	ÉCHINIDIES.			Arbacia pustulosa, Sphærechinus granularis.	
MOLLUSQUES	LAMELLIBRANCHES.			Teredo (?).	
	GASTÉROPODES.			Firola (?).	
VERS	PLATODES.	*Trématodes.*		Distomum, Polystomum integerrimum.	Pædogénèse.
	NÉMATODES.			Rhabditis Schneideri, Strongiloïdes intestinalis, Str. longus.	
	ANNÉLIDES.			Clepsine (?), Syllis vivipara, Chætogaster diastrophus.	Mâles inconnus chez Syllis, 45 générations sans mâles chez Chætogaster.
	ROTIFÈRES.			Hydatina senta, Asplanchna, Cycoglana lupus.	Mâles inconnus, 45 à 50 générations sans mâles.
			Philodinides.	Plusieurs espèces.	Mâles inconnus.
ARTHROPODES	CRUSTACÉS.	*Ostracodes*		Cypris reptans, C. candida, C. vidua, C. incongruens.	Chez C. reptans, parthénogénèse exclusive observée pendant 18 ans. Chez les autres espèces, temporaire ou liée à des conditions locales.
		Phyllopodes.		Limnadia gigas, L. Hermani, Polyphemus oculis, P. pediculus, Daphnia, Leptodora hyalina, Simocephalus vetulus. Apus cancriformis, Artemia salina, A. mulhauseni.	
		Copepodes		Cyclops strennus.	
	ARACHNIDES.	*Acariens.*		Gamasus stercoarius, G. tardus, Trombidium fuliginosum.	Chez G. stercoarius, plutôt pædogénèse.
	MYRIAPODES			Geophilus proximum.	

GROUPE ZOOLOGIQUE — EMBRANCHEMENT	CLASSE	ORDRE	FAMILLE	GENRES ET ESPÈCES	OBSERVATIONS
ARTHROPODES (*suite*).	INSECTES.	*Hyménoptères.*	Apides.	Apis mellifica.	
			Vespides.	Vespa.	
			Formicides	Formica.	
			Tenthrédinides.	Dineura verna, Nematus gallicola, Blenocampa albipes, Bl. ephippium, Bl. furcipennis, Hoplocampa brevis, Eriocampa ovata, Er. luteola, Pœcilostoma pulveratum.	En plus de ces espè[ces] à parth. constan[te] quelques-unes à pa[rth.] accidentelle.
			Ichneumonides.	Paniscus glaucopterus, Isostoma grandæ.	Parthénogénèse ac[ci]dentelle.
			Cynipides.	Aphilothrix seminotationis, A. marginalis, A. quadrilineatus, A. albopunctatus, Rhadites rosæ, Diplolepsis gallæ tinctoriæ, Cynips (nombreuses espèces).	
			Chalcides.	Agenopsis piscicolis, Pteromalus pupparum.	Parth. accidentelle c[hez] Pteromalus pupp[a]rum.
		Lépidoptères.		Bombyx mori, B. polyphœmus, B. quercus, Gastropacha potatoria, G. pini, Episema cœruleocephala, Smerinthus populi, Arctia caja, Liparis dispar.	Parth. accidentelle
				Solenobia, Porthesia similis. Plusieurs espèces de la famille des Psychides.	
		Hémiptères.	Aphides. Chermésides. Coccides.	Nombreuses espèces. id. Lecanium, Aspidiotus.	
		Orthoptères.		Bacillus gallicus, B. rossii, Leptynia attenuata, L. hispanica, Eurycnema herculeana, Dixippus morosus, Hectopsoccus brixi.	
				Heliothrips dracœna.	Parth. accidentelle.

GROUPE ZOOLOGIQUE: EMBRANCHEMENT	CLASSE	ORDRE	FAMILLE	GENRES ET ESPÈCES	OBSERVATIONS
ARTHROPODES *(suite)*.	INSECTES *(suite)*.	*Coléoptères.*		Bromius vitis, Othiorhyncus turca, Tenebrio molitor. Gastrophysa raphani.	Parth. exceptionnelle.
		Névroptères.		Apatonia muliebris et A. arctica.	Mâles inconnus, espèces supposées parthénogénétiques.
		Diptères.		Cecidomya poæ. Miastor, Cecidomya, Chironomus, Heteropeza.	Parth. occasionnelle. Pædogénèse.
TUNICIERS	Exemples de pædogénèse, bourgeonnement précoce de l'embryon.				
VERTÉBRÉS	Commencement de segmentation n'aboutissant à aucun développement, cas observés dans toutes les classes, surtout chez les Poissons et les Oiseaux.				

 Tableau des résultats obtenus dans la parthénogénèse expérimentale.

ANNÉE et AUTEUR	FORME ANIMALE	STADE ATTEINT	PROCÉDÉ EMPLOYÉ	OBSERVATIONS
1847. DUMÉRIL.	*Bombyx mori* (Papillon du ver à soie, Insecte lépidoptère).	Chenilles.	Exposition de la femelle avant la ponte aux rayons solaires.	Espèce donnant n[illegible] malement un c[illegible] tain pourcent[illegible] de développeme[illegible] parthénogé[illegible] tiques.
1886. A TICHOMIROFF	*Bombyx mori.*	Embryons de 6 jours.	Brossage, acide sulfurique concentré.	
1887. DEWITZ.	*Rana* (Grenouille).	Commencement de division.	Solution de sublimé.	
1887. O. et R. HERTWIG.	*Strongylocentrotus* (Oursin, Échinoderme).	Formation de la membrane.	Chloroforme.	
1888. W. ROUX.	Mêmes expériences que Dewitz.			
1890. O. HERTWIG.	*Asterias, Astropecten* (Étoiles de mer, Échinodermes).	Blastulas.	Secouage.	
1892. J. LOEB.	*Arbacia* (Oursin, échinoderme).	Commencement de segmentation.	Addition de différents sels à l'eau de mer.	Segmentation a[illegible] male.
1893. C. HERBST.	*Strongylocentrotus.*	Formation de la membrane.	Chloroforme, benzol, toluol, xylol, créosote, essence de girolle.	
1896. R. HERTWIG.	*Sphærechinus* (Oursin, Échinodermes).	Division du noyau.	Strychnine, agitation.	Division anorma[illegible]
1896. T. H. MORGAN.	Oursins et Ascidies *(Phallusia).*	Fragmentation, sans division nucléaire.	Addition de NaCl à l'eau de mer.	Phénomène anor[illegible]
1896. W. W. NORMAN.	*Arbacia.*	Division en plusieurs blastomères à la fois	Addition de NaCl ou $MgCl^2$ à l'eau de mer.	Phénomène anor[illegible]
1898. KULAGIN.	Poissons et Amphibiens	Segmentations.	Sérum idiphtérique.	
1898. A. D. MEAD.	*Chætopterus* (Ver annélide).	Segmentation irrégulière.	Addition de KCl à l'eau de mer.	
1899. J. LOEB.	*Arbacia.*	Blastulas, gastrulas, pluteus.	Solution hypertonique de $MgCl^2$.	
1899. T. H. MORGAN.	*Arbacia, Chaetopterus* et Nemertes.	Segmentations.	Solutions hypertoniques de NaCl et $MgCl^2$.	Segmentation irr[illegible] lière.

ANNÉE et AUTEUR	FORME ANIMALE	STADE ATTEINT	PROCÉDÉ EMPLOYÉ	OBSERVATIONS
1900. T. H. MORGAN.	*Arbacia, Chætopterus* et Nemertes.	Segmentations.	Strychnine, froid, solutions hypertoniques de NaCl et de $MgCl^2$.	Segmentation irrégulière.
1900. J. LŒB.	*Arbacia, Strongylocentrotus.*	Pluteus.	Solutions hypertoniques d'électrolytes et de non-électrolytes (sucre, urée).	
1900. J. LŒB.	*Arbacia.*	Pluteus.	Solution isotonique de $MgCl^2$.	
1900. J. LŒB.	*Chætopterus.*	Trocophores.	Solutions précédemment employées et sels de K.	
1900. E. BATAILLON.	Poissons, Grenouille.	Morulas.	Solutions diverses. Sérum antidiphtérique.	
1900. A. GIARD.	Astéries.	Premiers stades de segmentation.	Solution de $MgCl^2$.	Segmentation quelquefois irrégulière.
1900. WINKLER	*Arbacia, Echinus.*	Segmentations.	Extrait de spermatozoïdes.	Segmentation anormale.
1900. MATHEWS.	*Arbacia.*	Premiers stades de segmentation.	Chaleur, éther, alcool, chloroforme.	
1901. E. BATAILLON	Poissons, Grenouille.	Segmentations.	NaCl, sucre de canne, sérum.	Segmentation dans la plupart des cas irrégulière.
1901. DELAGE.	*Strongylocentrotus, Asterias.*	Blastules nageantes.	Solutions salines (KCl, NaCl, $MgCl^2$, $NaCl^2$), HCl, chaleur.	
1901. HENNEGUY.	Grenouille.	Sillons superficiels, sans division du noyau.	Chlorures de Na, K, Mg; azotate de KO et de AzH^3; sucre, glycérine.	
1901. Mme RONDEAU-LUZEAU.	Grenouille.	Segmentations irrégulières.	Solution de NaCl et de sucre.	
1901. S. J. HUNTER.	*Arbacia.*	Commencement de segmentation.	Évaporation de l'eau de mer.	

ANNÉE et AUTEUR	FORME ANIMALE	STADE ATTEINT	PROCÉDÉ EMPLOYÉ	OBSERVATIONS
1901. A. P. MATHEWS.	Astéries.	Bipinnaria.	Secouage.	
1901. J. LOEB, M. FISCHER, NEILSON.	*Asterias*. *Amphitirte* (Ver annélide).	Gastrulas. Larves nageantes.	Acides inorganiques Sels de Ca.	
1901. J. LOEB.	*Chætopterus*.	Trocophores.	KCl, NaCl, $CaCl^2$, sucre de canne.	
1902. A. TICHOMIROFF	*Bombyx mori*.	Répétition des expériences de 1886.		
1902. Y. DELAGE.	*Asterias*.	Bipinnaria.	Addition de CO^2 à l'eau.	Très fort pourcentage de développements (jusqu'à 100 °/₀).
1902. K. KOSTANECKI.	*Mactra* (Mollusque lamellibranche).	Segmentations régulières.	Solution hypertonique de KCl.	
1902. M. H. FISCHER	*Amphitrite*, *Nereis* (Ver annélide).	Trocophores.	Solution de KCl, d'azotate de CaO; agitation.	Segmentations anomales.
1902. R. S. LILLIE.	*Chætopterus*.	Embryons non segmentés, mais différenciés.	Solutions de KCl et de $CaCl^2$.	
1902. A. L. TREADWELL.	*Podarke* (Ver annélide).	Embryons ciliés anormaux.	Solution de KCl.	
1902. A. WASSILIEFF.	*Strongylocentrotus*.	Segmentations anormales.	Solution de $MgCl^2$, poisons divers (strychnine, nicotine, etc.).	
1902. Mme RONDEAU-LUZEAU.	Grenouille.	Segmentation.	Solutions de NaCl et de sucre.	
1902. E. BATAILLON.	Grenouille.	Segmentation.	Élévation de température et solution sucrée (traitement combiné).	
1903. SCHUCKING.	Astéries.	Blastulas. Stade de 32 blastomères. Retard de la maturation.	Élévation de température. Courant électrique. Acides acétique et citrique.	
1903. M. H. FISCHER.	*Nereis*.	Trocophores.	Solutions de sels de Na, de KCl, de sucre de canne.	

ANNÉE et AUTEUR	FORME ANIMALE	STADE ATTEINT	PROCÉDÉ EMPLOYÉ	OBSERVATIONS
1903. BATAILLON.	*Petromyzon Planeri* (Poisson cyclostome).	Morulas et blastulas.	Solution de saccharose et de NaCl.	
1903. . DELAGE.	*Asterias.*	Brachiolaria.	Addition de CO^2 à l'eau.	
1903. . DELAGE.	*Strongylocentrotus.*	Stade de 32 blastomères.	CO^2, secouage et échauffement.	
1903. LYON.	*Strongylocentrotus.*	Segmentation arrêtée avant l'éclosion des blastulas.	CO^2, KCAz.	
1903. J. LŒB.	*Lottia, Acmæa* (Mollusques).	Larves nageantes.	Eau de mer rendue hypertonique par addition de NaCl.	Pourcentage très faible (2 à 5 %).
1903. W. SCOTT.	*Amphitrite.*	Premiers stades de segmentation.	Excitations mécaniques.	
1903. HUNTER.	*Arbacia.*	Blastules nageantes.	Eau de mer concentrée par évaporation.	
1903. G. BOHN.	*Strongylocentrotus.*	Demi-morulas irrégulières.	Rayons de radium.	Faible pourcentage.
1903. GARBOWSKI.	*Asterias.*	Bipinnaria.	Addition de CO^2 à l'eau.	Fort pourcentage (jusqu'à 100 %).
1903. . VIGNIER.	*Asterias.*	Segmentations irrégulières.	Addition de CO^2 à l'eau.	
1904. BATAILLON.	*Rana fusca* et *Petromyzon planeri.*	Morulas et blastulas.	Traitement combiné par la chaleur, le refroidissement brusque et les solutions sucrées.	Cavité de segmentation irrégulière.
1904. . HERBST.	*Echinus* (Oursin, Échinoderme), *Strongylocentrotus.*	Formation de la membrane.	Addition à l'eau de mer des traces d'argent réduit ou d'un sel d'argent.	
1904. BULLOT.	*Ophelia* (Ver annélide).	Trocophores.	Solutions salines diverses.	
1904. A. GIARD.	*Asterias.*	Développement anormal.	Desséchement.	Faible pourcentage (15 %).
1904. . BATAILLON.	*Bufo vulgaris* (Crapaud).	Segmentations irrégulières.	Œufs non mûrs plongés dans l'eau.	

ANNÉE et AUTEUR	FORME ANIMALE	STADE ATTEINT	PROCÉDÉ EMPLOYÉ	OBSERVATIO[NS]
1905. J. LOEB.	*Strongylocentrotus.*	Développement avec formation préalable d'une membrane jusqu'au stade pluteus.	Méthode en deux temps : 1) Réactifs employés par Hertwig et Herbst et aussi acétate d'éthyle, acide acétique, acide gras. 2) Solutions hypertoniques.	
1905-1906. LEFÈVRE.	*Thalassema mellita* (Ver géphyrien).	Trocophores.	Solutions saturées d'acides.	
1905. Y. DELAGE.	*Asterias.*	Blastules.	$MgCl^2$ et phosphate monobasique de NaO en solutions isotoniques ou hypotoniques.	
1905. Y. DELAGE.	*Asterias.*	Blastules.	Solutions hypotoniques de chlorure et d'azotate de Mn; phosphate monobasique de NaO et de KO.	
		Blastules peu abondantes.	Solutions hypert. de NaCl, KCl et SO^4Mg.	
1905. J. LOEB.	*Asterina* (Etoile de mer).	Larves nageantes.	Réactifs membranogènes, sans traitement hypertonique.	Environ 10 °/[o] développemen[t]
1905. J. LOEB.	*Lottia gigantea.*	Larves libres.	Traitement double (réactif membranogène et solution hypertonique) avec eau de mer alcalinisée.	Pourcentage c[onsi]dérable de d[éve]loppement.
1906. Y. DELAGE.	*Strongylocentrotus.*	Blastules.	Chlorures de Mg. Co et Ni employés comme adjuvants avec une solution hypertonique de NaCl.	

ANNÉE et AUTEUR	FORME ANIMALE	STADE ATTEINT	PROCÉDÉ EMPLOYÉ	OBSERVATIONS
1906. H. [K]APELWIESER.	*Strongylocentrotus.*	Commencements de développement.	Sperme de Moule abaissement de température et eau de mer hypertonique (traitement combiné).	
1906. C. HERBST.	*Strongylocentrotus.*	Membrane, plus rarement développement jusqu'au pluteus.	Acides gras.	
1906. . H. TENNENT . M. J. HOGUE	*Asterias.*	Segmentation.	Addition à l'eau de mer de CO^2.	
1906. . BATAILLON.	Grenouille.	Blastules incomplètes. Segmentation superficielle.	Refroidissement suivi d'un brusque réchauffement. Eau distillée.	
1906. . BATAILLON.	*Pelodytes punctatus* (Crapaud).	Imprégnation sans fécondation.	Sperme de *Triton alpestris.*	
1907. Y. DELAGE.	1) *Asterias.* 2) *Strongylocentrotus lividus.*	Forme adulte. Forme adulte.	CO^2 en absence d'O. Traitement double : 1) Un acide (d'abord HCl, puis tannin). 2) Un alcali (AzH^3).	Résultats meilleurs qu'avec CO^2 en présence d'O. Blastulas en nombre très grand (jusqu'à 100 %).
1907. J. LŒB.	*Strongylocentrotus.*	Pluteus.	Traitement alcalin remplaçant le réactif membranogène.	
1907. J. LŒB.	*Strongylocentrotus.*	Formation de la membrane.	Sang de Sipunculides (Vers Gephyriens).	
1907. GUYER.	Grenouille.	Commencement de développement ; dans 2 cas, têtards.	Sang et lymphe de grenouille.	
1907. /. L. KELLOG.	*Bombyx mori.*	Commencement de développement.	Brossage, air sec, lumière solaire, chaleur, acides.	Augmentation du pourcentage normal de développements parthénogénétiques.
1908. J. LŒB.	*Strongylocentrotus.*	Formation de la membrane.	Saponine, sels d'acide gallique, chaleur, sérum de lapin.	

ANNÉE et AUTEUR	FORME ANIMALE	STADE ATTEINT	PROCÉDÉ EMPLOYÉ	OBSERVATIO
1908. J. LOEB.	*Polinoë* (Ver annélide).	Formation de la membrane.	Saponine, solanine.	
1908. J. LOEB.	*Strongylocentrotus*.	Formation de la membrane. Développement complet, mais sans membrane.	Sérum de divers mammifères. Sérum de cochon avec $SrCl^2$ ou avec eau de mer.	
1908. R. S. LILLIE.	*Asterias*.	Formation de la membrane, suivie de développement, pouvant atteindre des stades divers jusqu'aux blastules.	Élévation de température (35-40°), seule et combinée avec le traitement par KCAz.	
1908, J. F. MAC CLENDON	*Asterias*.	Commencement de segmentation.	Centrifugation.	
1908. K. KOSTANECKI	*Mactra*.	Larves nageantes.	Solution de KCl.	Segmentation a male.
1908. Y. DELAGE.	*Strongylocentrotus*.	Segmentations, quelquefois pluteus.	Charges électriques.	
1909. H. KUPELWIESER.	*Echinus*.	Commencements de division, rarement larves normales.	Sperme de Moule.	
1910. E. BATAILLON.	Grenouille.	Segmentation arrêtée aux différents stades, rarement larves libres.	Piqûre avec un stylet.	
1910. J. LOEB.	*Strongylocentrotus*.	Augmentation du pourcentage des résultats précédemment obtenus.	Traitement par $SrCl^2$ avant le traitement membranogène par sérum de bœuf, sperme mort ou extraits de tissus d'espèce étrangère (Astéries).	
1910. E. BATAILLON.	*Rana*. *Bufo vulgaris* et *B. calamita*. *Pelodytes punctatus*.	Larves écloses, quelques têtards. Commencement de développement ne dépassant pas la gastrula.	Piqûre.	Larves souvent a males.
1911. F. HENNEGUY.	Grenouille.	Stades divers de développement ; quelques têtards.	Piqûre.	Larves souvent a males.

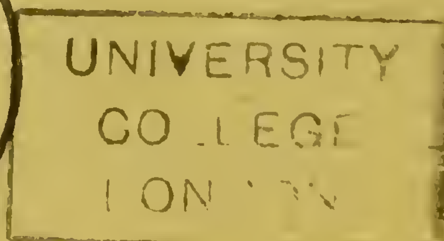
ANNÉE et AUTEUR	FORME ANIMALE	STADE ATTEINT	PROCÉDÉ EMPLOYÉ	OBSERVATIONS
1911. BATAILLON.	*Rana, Pelodytes.*	Embryons de divers stades, quelques têtards.	Piqûre ; œufs humectés de sang du même animal ou d'autres et aussi de sperme de Poissons.	Pourcentage considérable de développements.
	Bufo.	Premiers stades de segmentation.	Piqûre simple.	
1911-1912. O. et G. HERTWIG.	Grenouille.	Larves vivant pendant 3 semaines.	Spermatozoïdes du même animal soumis au préalable à l'action du radium pendant le maximum de temps compatible avec la vie des éléments sexuels, ou traités par le bleu de méthyle.	Larves presque normales.
1912. HERTWIG.	Crapaud.	Larves vivant 4 à 5 semaines, mêmes résultats.	Spermatozoïdes de *Rana fusca* irradiés.	Larves en partie anormales.
	Rana viridis.		Spermatozoïdes de *Rana fusca* irradiés.	
1913. BATAILLON.	Grenouille.	Segmentations régulières.	Piqûre et contact avec une substance organique (pulpe de rate, sang, lymphe, etc.).	Fort pourcentage de développements.
1913. SHEARER et LLOYD.	*Echinus.*	Blastules nageantes et pluteus, un certain nombre de jeunes oursins ayant franchi la métamorphose.	Méthodes de Lœb et de Delage, et aussi méthode combinée : traitement par : 1) Acide butyrique. 2) Tannin et ammoniaque.	Fort pourcentage de développements (jusqu'à 75 °/o). Larves se distinguant des normales.

TABLE DES MATIÈRES

DEUXIÈME PARTIE

LES FACTEURS DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALE





8090-6-13. — PARIS. — IMP. HEMMERLÉ ET Cie

Rue de Damiette, 2, 4 et 4 *bis*.

some
tight
gutters